Zur Kenntnis des Pectens im Vogelauge.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität in Tübingen

eingereicht von

Ebba von Husen

aus Reval.

Tübingen 1913.

Zur Kenntnis des Pectens im Vogelauge.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität in Tübingen

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

eingereicht von

Ebba von Husen
aus Reval.

Tübingen 1913.

Angenommen von der Fakultät am 3. August 1912.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Einleitung.

Trotz vielfacher Untersuchung ist über den histologischen Bau und die physiologische Bedeutung des Pectens im Vogelauge noch keine Klarheit erzielt. Die Literatur ist in neuerer Zeit (Virchow, Parreidt, Franz, Bernd u. A.) mehrfach zusammengestellt und besprochen worden, so daß ich von einem eingehenden geschichtlichen Überblick absehen darf. Ich hebe nur kurz die verschiedenen Ansichten über den histologischen Bau des Pectens hervor.

Die meisten Forscher sind der Ansicht, daß der Pecten aus Bindegewebe bestehe, also mesodermaler Herkunft sei. Entwicklungsgeschichtlich wird er bald mit der Chorioidea, bald mit der Scheide des Sehnerven in Zusammenhang gebracht. Erst Parreidt [1]) und Bernd[1]) weisen nach, daß der Pecten sich im Zusammenhang mit der Retina entwickelt und somit ectodermaler Herkunft ist. — Im histologischen Bau des ausgebildeten Pectens wird von allen Autoren der große Reichtum an Blutgefäßen hervorgehoben. Die Angaben über die Struktur des sie zusammenhaltenden Zwischengewebes sind jedoch durchweg unklar. Es ist das bei seiner reichen Pigmentführung leicht zu verstehen, da die Pigmentkörner die Zellstruktur meist

1) s. unten den Abschnitt über die embryonale Entwicklung.

verdecken. Das Zwischengewebe wird daher bald als pigmentführende „farblose Gallertmasse“ (Michalcovics), bald als „homogene pigmenthaltige Haut“ (Denissenko), als homogene Grundsubstanz etc. angesehen. Manche Autoren finden Zellkerne darin und erschließen daraus eine zellige Struktur, ohne Zellgrenzen nachweisen zu können; andere (Duval u. Réal y Beiro, Kessler) sehen deutlich begrenzte, mesodermale Pigmentzellen. Nach Leydig hat der Fächer den Bau der Processus ciliares, nach Petit wird er von einer Membran aus parallel laufenden Fasern gebildet, die sich von der Basis zur Spitze ziehen. Endlich geben die meisten Autoren noch eine Grenzhaut an, eine „strukturlose Umhüllungsmembran“, die den Fächer umgibt; bei manchen ist auch sie pigmentführend. Doch ist es „nicht immer deutlich, ob zwischen der Glaskörperhaut und einer dem Fächer eigentümlich zugehörigen Haut unterschieden wurde“ (Virchow, p. 821).

Eine von allem Bisherigen abweichende Ansicht gibt Franz. Er faßt den Pecten als ein Sinnesorgan auf und leitet ihn vom nervösen Gewebe des Sehnerven ab. Die dafür angeführten, weiter unten behandelten histologischen Begründungen ebenso wie die betreffenden Abbildungen wirken jedoch nicht überzeugend. Es war daher die Aufgabe vorliegender Arbeit, diese Verhältnisse histologisch eingehender zu prüfen, um die Frage, ob der Pecten ein Sinnesorgan sei oder nicht, entscheiden zu können. In einer vorläufigen Mitteilung hat F. Blochmann mit mir die Resultate dieser Untersuchungen schon kurz veröffentlicht: Der Pecten ist kein Sinnesorgan, sondern eine gefäßführende Gliawucherung. Wie dieses Resultat erlangt wurde, soll in Folgendem ausführlich dargelegt werden.

Meinen verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Blochmann bitte ich, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank entgegenzunehmen für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für sein freundliches Interesse am Fortgang derselben.

Zunächst soll auf die Arbeiten von Franz näher eingegangen werden:

In der Schilderung des makroskopischen Baues des Pectens, den er an sehr vielen Arten studiert hat, stimmt Franz im Wesentlichen mit den bisherigen Befunden überein: der Fächer ist in den meisten Fällen eine gefäßreiche, wellblechartig gefaltete, pigmentierte Mem-

bran, deren verschieden lange Falten linsenwärts etwas konvergieren und am oberen Rande durch eine stärker pigmentierte Leiste, die „Brücke", zusammengehalten werden („Pigmentaufsatz" Kessler). An der Brücke findet Franz bisher noch nicht beobachtete Gebilde in Gestalt von schneideartigen Aufsätzen und Spitzchen. Diese wechseln in Form und Anzahl nicht nur von Art zu Art, sondern es finden sich auch individuelle Verschiedenheiten bei derselben Art. Stets stehen die Spitzchen auf der längsten Falte und sind gegen die Linse gerichtet. Daraus schließt Franz, daß sie Receptoren eines bei der Accommodation von der Linse ausgehenden Druckreizes (Genaueres s. u. S. 5) sein müssen und der Pecten somit als Sinnesorgan fungiert. Der mikroskopische Befund bestätigt ihm diese Vermutung: er findet, zuerst nur an den Spitzchen, später an der ganzen Oberfläche des Pectens und auch an den Gefäßwänden, „reizpercipierende Organe" in Gestalt von kölbchenartigen Endigungen von Nervenfasern. An der Pectenoberfläche werden diese Kölbchen von feinen Hütchen bedeckt, die, in Härchen auslaufend, reizübertragend wirken sollen. Beim Suchen nach Nervenstämmen im Inneren des Pectens gelangt Franz zur Ansicht: „das (!) ganze Pecten ist nervöses Gewebe von einerlei Art, sehr ähnlich dem der Nervenfaserschicht in der Retina, ausgenommen die Blutgefäße" (1908 b, p. 458).

Dieses nervöse Gewebe steht nach Franz' Angabe im engsten Zusammenhang mit dem Sehnerv, obgleich die „Pectenfaserschicht" an der Wurzel des Pectens, aus der die Fasern in die Falten aufsteigen, gegen den Sehnerv abgegrenzt erscheint. Denn der Teil der Opticusfasern unterhalb des Pectens, welcher zuerst eine radiäre Richtung (auf den Pecten zu) einhält, ändert dieselbe dicht unter dem Pecten und nimmt einen zirkulären Verlauf, parallel zur Netzhaut. Aus dieser Grenzlinie heraus begeben sich jedoch feinste Fäserchen in die Pectenfaserschicht und von da in den Pecten (1909 b, Textfig. V[4], p. 231 und tab. 9, fig. 33 u. 34). „Sie selbst sind übrigens sehr oft gar nicht zu erkennen, dann aber errät man doch ihren Verlauf aus den feinen Strukturrichtungen der Grundsubstanz" (1909 b, p. 232). In der Pectenfaserschicht liegt eine Kernzone; die Kerne schmiegen sich dem Faserverlauf an, ebenso die Blutgefäße. Die radiäre Struktur des Nervus opticus findet sich auch noch in der Nervenfaserschicht der Retina dicht neben dem Pecten. Die Fasern gleichen den Müller'schen Stützfasern, doch sind sie stärker. Hier dienen sie zur Verbindung der Pectenfaser-

schicht mit der inneren reticularen Schicht der Retina, was durch feine Endaufpinselungen hier wie dort geschieht. Es seien das dieselben Fasern, die Michalcovics als die bindegewebige Verbindung zwischen Chorioidea und Pecten betrachtet, während Denissenko sie auf Grund von Injektionen für Lymphröhren hält.

Den Verlauf der Fasern innerhalb des Pectens zu verfolgen erklärt Franz für schwierig, wegen der Menge von Gefäßen und Pigment. Dennoch sagt er auf Grund geeigneter Bilder, daß die spärlichen Zwischenräume zwischen den Gefäßen nur aus nervösem Gewebe bestehen. In demselben sieht man zwischen den Fasern zwei Arten von Zellkernen: längliche und größere runde. Wo die Gefäße bis unmittelbar an die Oberfläche treten, sind sie nur durch eine dünne Schicht nervöser Gewebsmasse vom Glaskörperraum getrennt, in der die dickeren Kerne etwas vorspringen und so manchmal ein Plattenepithel vortäuschen, von dem in Wahrheit keine Rede sein könne.

Daß es sich beim Pecten nicht um Bindegewebe handelt, sieht Franz aus dem Verhalten bei der van Gieson'schen Färbung: ebenso wie Sehnerv und Netzhaut, färbt der Pecten sich gelb. Neuroelektive Methoden zur Bestätigung seiner Ansicht wendet Franz, als zu schwierig, nicht an und begnügt sich mit der Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain.

In der „Brücke" des Pectens streben nach Franz die Fasern überall aus den Falten der Linse zu. Sie sind hier wegen der wenig zahlreichen Gefäße deutlicher zu sehen. Zur Oberfläche des Pectens stellen sich die Fasern senkrecht und endigen an ihr in den oben erwähnten kölbchenförmigen Verdickungen. Dieselben sind auf der Brücke am häufigsten, kommen jedoch auch in den Falten und nahe der Wurzel des Pectens vor, ferner überall an den Gefäßen. An der Brücke und stellenweise in den Falten stehen diese Kölbchen so dicht, daß sie eine Membran vortäuschen. Die Hütchen mit Härchen über den Kölbchen (1909b, tab. 10 fig. 41—50) sind nur mit genau abgepaßter Differenzierung der Eisenhämatoxylinfärbung sichtbar zu machen. Bei jeder Species kommen zwei scharf geschiedene Größengruppen dieser Gebilde vor; für die kleineren davon kann Franz sicher angeben, daß sie als direkte Fortsetzungen der Kölbchen gelten müssen, für die größeren Härchen läßt sich dieser Nachweis nicht erbringen. — An den Gefäßwänden tragen die Kölbchen keine Hütchen und Härchen.

Das Pigment des Pectens liegt nach Franz nicht in Zellen. Es

hat keine Ähnlichkeit mit dem Chorioideapigment, sondern gleicht dem Pigment in der Pars iridica und ciliaris retinae und stimmt mit den Pigmentkörnern überein, die Krückmann in Gliazellen bei pathologischen Netzhautwucherungen fand. Daher ist es gleichfals ectodermaler Herkunft.

Die Wandung der Pectengefäße besteht aus dem Endothel und einer ziemlich dichten „gelatinösen, structurlosen Membran". Letztere hat kein Analogon in irgendwelchen mesodermalen Gefäßscheiden, darum rechnet Franz auch sie zu den ectodermalen Bestandteilen. Mesodermal ist somit im Pecten nur das Endothel der Gefäße und das Blut.

Das Vorhandensein gliöser Elemente im Pecten erschließt Franz aus dem nervösen Aufbau, untersucht sie aber nicht genauer. Es findet sich nur der Hinweis, daß die kleineren Zellkerne vielleicht Gliazellen angehören. Auf eine „Anregung von sehr geschätzter Seite" hin, habe der Autor lange geprüft, ob die Kölbchen nicht vielleicht gliöser Natur seien, sei von dieser Ansicht jedoch zu seiner ursprünglichen Auffassung von der „gangliösen Natur" zurückgekehrt. Auf einer anderen Stelle in derselben Arbeit (1909 b, p. 245) findet sich allerdings die Bemerkung, daß es nicht entschieden sei, „ob jene Fasern wirklich sensible Nervenfasern oder vielleicht Fortsätze von Stützzellen seien". Auch sei eine mit Eosin sich rosa färbende Grundmasse da, die vielleicht gliöser Natur sei, selbstverständlich seien es die eigenartigen ectodermalen Gefäßscheiden.

Die Entwicklung des Pectens hat Franz selbst nicht untersucht, findet aber an der Hand von Parreidt's ihm zur Verfügung gestellten Präparaten seine Ansicht über die ectodermale Beschaffenheit des Fächers bestätigt. Ob der Pecten genetisch zur Netzhaut oder zum Sehnerv gehört, läßt Franz an dieser Stelle unentschieden. —

Franz kommt zu dieser Deutungsweise des Pectens, weil er, wie eingangs erwähnt, von einer Hypothese über die Funktion ausgeht. Durch die Spitzchen, die verschiedene Länge der Falten sowie durch ihre auf die Linse zu gerichtete Konvergenz ist Franz zur Ansicht gelangt, der Fächer diene zur Perception der bei der Accomodation entstehenden Schubbewegungen im Glaskörper, von Franz „hydrodynamische Druckschwankungen" genannt. Indem der Pecten diese dem Vogel übermittelt, bekäme derselbe Aufschluß über die Stärke und Art der Accommodationsbewegungen. Dadurch werde das räumliche Sehen erhöht, was für die Vögel von besonderem Wert sei,

einmal wegen der Schnelligkeit ihrer Bewegungen und ferner deshalb, weil die Vögel vielfach einäugig sehen. Diese vorgefaßte Meinung erklärt es, warum Franz seine mehrfach etwas unbestimmten Angaben mit solcher Sicherheit vorbringt, obgleich sie, wie der Autor vielfach selbst zugibt, an einem zu histologischen Untersuchungen nicht ganz geeignetem Material (hauptsächlich in Formol und Gilson'scher Lösung konserviert) gewonnen wurden.

Geeigneteres Material und zweckentsprechendere Untersuchungsmethoden führten zu den abweichenden Ergebnissen vorliegender Arbeit.

Material und Technik.

Das für die Untersuchungen erforderliche Material stammte von folgenden Vogelarten: *Columba domestica* L. (Haustaube), *Gallus domesticus* Brisson (Haushuhn), *Anser domesticus* L. (Hausgans), *Anas domesticus* L. (Hausente), *Falco tinnunculus* L. (Turmfalke), *Buteo buteo* L. (Mäusebussard), *Nisus communis* Cuv. (Sperber), *Syrnium aluco* Boie (Waldkauz), *Otus vulgaris* Flemming (Waldohreule), *Athene noctua* Gray (Steinkauz), *Passer domesticus* L. (Haussperling), *Serinus canarius* L. (Kanarienvogel).

Dem durch Chloroform getöteten resp. dekapitierten Tier wurden die Augen enukleiert. Der Bulbus wurde durch einen Äquatorialschnitt geöffnet, die vordere Bulbushälfte und ein Teil des Glaskörpers entfernt und die hintere Bulbushälfte in die Fixierungsflüssigkeit gebracht.

Zum Fixieren dienten: Zenker'sche Flüssigkeit, Sublimat-Eisessig und schwache Flemming'sche Lösung. Die Härtung geschah in Alkohol, das Einbetten in Paraffin, nur für die Yamagiva-Färbung (s. unten) laut Vorschrift in Celloidin. Wo die elektive Färbemethode eine andere Konservierung verlangte (Yamagiva, Fieand, Ramon y Cajal), wurde sie nach der Vorschrift angewandt.

Färbemethoden. Eosin-Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin-Heidenhain, letzteres auch nach Vorfärbung mit Bordeaux R.

Nervenfärbung:

1. Silberimprägnierung nach Ramon y Cajal [1]),
2. Vitalfärbung mit Methylenblau (Ehrlich) nach Dogiel.[2])

1) s. Encyclopädie der mikrosk. Technik, 2. Aufl., 1910, Vol. 2, p. 295, Methode 3.

2) ibid., p. 96, Methode d, 1.

Hierbei ergab mir das Methylenblau Merck $^1/_{12}$% in Ringer'scher Lösung die besten Resultate.

Bindegewebsfärbung:

1. nach Blochmann [1]),
2. nach Mallory, Modifikation Sabin.[2])

Neurogliafärbung:

1. nach Fieand [3]),
2. nach Yamagiva.[4])

Zum Entpigmentieren der Schnitte benutzte ich nach Jander Chromsalpetersäure [5]), wobei ich den vorgeschriebenen Zusatz von Salpetersäure verdoppelte.

Für die angewandten Schnittrichtungen übernehme ich, um Verwechslungen vorzubeugen, Franz' Bezeichnungen, obgleich sie leider, trotz Benutzung derselben Ausdrücke, nicht mit den schon von Kessler eingeführten übereinstimmen. Franz vergleicht den Pecten mit einem bilateral symmetrischen Organismus (wobei das distale Ende gleich dem rostralen ist und das proximale gleich dem caudalen) und unterscheidet demnach:

1. Quer- oder Transversalschnitte (Horizontalschnitte Kessler), alle Falten des Pectens quer treffend;

2. Flach- oder Sagittalschnitte (Frontalschnitte Kessler), durch die Hauptebene des Pectens gelegt;

3. Frontalschnitte (Sagittalschnitte Kessler, Querschnitte Bernd), senkrecht zu den beiden vorigen.

Die Dicke der Schnitte schwankt zwischen 2 μ und 10 μ.

Für die Lagebeziehungen im Pecten wende ich (nach Kessler) an: proximal für opticuswärts (d. h. auf den Eintritt des Sehnerven in den Bulbus zu gerichtet) und distal für die entgegengesetzte (zur Zeit der embryonalen Augenblasenspalte auf die Linse zu laufende) Richtung. —

Zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung dienten Hühner-

---

1) Schuberg, Einführung in die Technik des zoologischen Laboratoriums 1910, p. 391.

2) Böhm und Oppel, Taschenbuch der mikrosk. Technik, p. 138.

3) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 76, 1910, p. 125; referiert in Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 28, 1911, p. 107.

4) In: Arch. pathol. Anat, Vol. 160, 1900, auch in: Encycl. mikroskop. Technik, 2. Aufl., 1910, Vol. 2, p. 308.

5) Mayer und Lee, Grundzüge der mikrosk. Technik, 3. Aufl., 1907, p. 279.

embryonen. Die Fixierung derselben erfolgte, nach Präparation in erwärmter physiologischer Kochsalzlösung, in Zenker'scher Flüssigkeit, Sublimat-Eisessig, schwacher Flemming'scher Lösung und Kaliumbichromat-Essigsäure; bei älteren Stadien wurde der Bulbus zuvor durch einen Rasiermesserschnitt geöffnet. Die Flemming'sche Lösung ließ die Glaskörperfibrillen deutlicher hervortreten, bewirkte jedoch stärkere Deformierung des Gewebes; am schonendsten wirkte Kaliumbichromat-Essigsäure, hob aber das Mesoderm weniger deutlich vom Ectoderm (im Pecten) ab; am geeignetsten waren Zenker und Sublimat-Eisessig. — Die Schnittrichtung ist die auch von Kessler, Parreidt und Bernd angewandte, annähernd senkrecht auf den Längsverlauf der Augenspalte (Frontalschnitt des reifen Pectens). — Die Schnitte sind hier alle 10 μ dick, gefärbt mit Eosin-Hämatoxylin, ausnahmsweise mit Eisenhämatoxylin-Heidenhain.

1. Histologischer Aufbau.

Zur Entscheidung der Frage, ob der Pecten ein Sinnesorgan sei oder nicht, kam es vor allem darauf an, das Vorhandensein resp. Fehlen von Nervenfasern und Sinneszellen nachzuweisen. Das geschah zunächst durch zahlreiche Versuche mit vitaler Methylenblaufärbung an verschiedenen Arten (Taube, Huhn, Turmfalk, Sperling, Kanarienvogel). Der Pecten des eben abgetöteten Tieres wurde, nach Abtragung der Brücke, als flaches Band im Uhrschälchen mit der Farblösung ausgebreitet und in den Thermostaten von $+37^{0}$ C gebracht. Jedesmal waren Stückchen der Netzhaut zur Kontrolle beigegeben. Diese zeigten vielfach wohlgelungene Bilder von Ganglienzellen und Nervenfasern, im Pecten jedoch war niemals irgendeine gefärbte Faser zu sehen, weder bei der fortlaufenden mikroskopischen Kontrolle während des Versuchs, noch beim Durchmustern der fixierten und eingeschlossenen Präparate. Das Fixieren (in Ammoniummolybdat 10%) geschah erst, nachdem eine deutliche Blaufärbung des ganzen Pectengewebes begann.

Die Silberimprägnierung nach Ramon y Cajal (Ente und Huhn) bestätigte diesen Befund. Die Fibrillen in Opticus und Retina traten deutlich hervor, aber im Pecten zeigte sich nirgends, weder in der faserreichen Brücke noch in der Pectenfaserschicht, irgendeine imprägnierte Faser. Das war namentlich an einem nur schwach pigmentierten Pecten von der Ente leicht festzustellen. Die Fasern des Sehnerven nahmen alle den „zirkulären Verlauf“ nach der Netzhaut hin, während die

„Radiärfasern“ im Opticus, die nach Franz die Vermittlung zwischen Sehnerven- und Pectenfasern bilden, nicht imprägniert waren. Ebenso traten an der Brücke stellenweise die nicht imprägnierten Hütchen hervor (leicht gebräunt, wie alles nicht nervöse Gewebe), aber weder Kölbchen noch Härchen waren an ihnen sichtbar.

Daraus ergab sich mit größter Wahrscheinlichkeit, daß jene Gebilde keine Reizreceptoren und der Pecten nicht aus nervösem Gewebe aufgebaut ist. Ferner bestätigten die angewandten Bindegewebsfärbungen, daß im reifen Pecten keinerlei Bindegewebe vorkommt, außer in den Gefäßwänden. Das Endothel und auch die nach Franz gliöse homogene Gefäßhülle nehmen bei beiden Methoden die Färbung des Bindegewebes an, übereinstimmend mit Sclera, Chorioidea und den anderen bindegewebigen Elementen in den Schnitten.

Nun kam es auf die Untersuchung der Gewebsstruktur im Pecten an.

Schon bei der vitalen Methylenblaufärbung traten stellenweise deutliche Zellen zutage. Fig. 1 zeigt sie von der Taube. Man sieht an jeder Zelle einen plasmareichen Zelleib und den dazu gehörigen Kern. Die einzelnen Zellen sind durch lange, zarte, feingranulierte Protoplasmafortsätze miteinander verbunden, die zum Teil gerade gestreckt von Zelle zu Zelle übergehen, zum Teil durch Anastomosen untereinander ein feines Geflecht bilden. Jede Zelle enthält Pigment, welches in relativ großen, dunkelbraunen Kügelchen der Hauptsache nach um den Kern gelagert ist. Oben links sieht man auf zwei Stellen je ein Pigmentkorn auch innerhalb eines Plasmafortsatzes. Fig. 2 zeigt die auf dieselbe Weise zur Darstellung gebrachten Zellen vom Turmfalken. Hier sind die Kerne noch nicht mitgefärbt und die Plasmaausläufer seltner und kürzer, im Prinzip ist es jedoch dieselbe Zellform.

In den Schnitten durch konserviertes Material machte das dichte Pigment es unmöglich, ein übersichtliches Bild von der Zellstruktur zu bekommen. Ich habe daher die Schnitte vor dem Färben mit Jander'scher Flüssigkeit entpigmentiert. Das Pigment erwies sich als sehr widerstandsfähig. Erst nach dem Verdoppeln des vorschriftsmäßigen Zusatzes an Salpetersäure erzielte ich eine vollständige Entfärbung, und auch da nur bei stets frisch bereiteter Lösung und im resp. auf dem Thermostaten (+ 56° C) im Verlauf von 12 bis 24 Stunden. Das Pigmentepithel der Retina verblaßte dabei stets rascher.

Bei nachfolgender Färbung mit Eosin-Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin-Heidenhain war die Struktur des Pectens jetzt deutlich zu erkennen. Es ist das keine homogene Gallertmasse oder hyaline Grundsubstanz, aber auch kein nervöses Fasergewebe, sondern zwischen den zahlreichen Gefäßen stehen überall mehr oder weniger protoplasmareiche Zellen. Das Charakteristische an ihnen ist die Bildung protoplasmatischer Fortsätze, wie sie schon bei dem eben geschilderten hervortraten. Diese Verästelung ist bei den einzelnen Zellen sehr verschieden ausgebildet, je nach ihren Lagebeziehungen zueinander, zur Pectenoberfläche und zu den Gefäßen. Die mitten im Gewebe befindlichen Zellen entsenden ihre Fortsätze sternartig nach allen Seiten hin; die an der Oberfläche liegenden sind naturgemäß nach dieser Seite hin unverzweigt, während die Zellen zwischen den dichter stehenden Gefäßen mehr oder weniger eingeengt werden, so daß sie nur wenige oder keine Ausläufer entsenden können. Fig. 3, vom Waldkauz, und Fig. 4, vom Turmfalken, zeigen diese Verhältnisse; beides sind Stellen aus dem Gewebe der Pectenfalten. — Das Verhalten der feinen Protoplasmafortsätze ist ein verschiedenes: sie treten entweder an die Gefäße oder an die Pectenoberfläche heran und setzen sich dort mit verbreiterten Enden, nach der Art der sogenannten Gliafüßchen, an (Fig. 3 u. 4 *Glf*), oder sie bilden vielfache Anastomosen miteinander. Durch letztere entsteht ein zartes Netzwerk, das die Zellen alle untereinander verbindet, und das Gewebe des Pectens stellt dadurch ein reticuläres Syncytium dar. Die Größe der Netzmaschen variiert sehr nach der Art und nach der Stelle im Pecten. Die Intercellularräume zwischen den Maschen sind mit Flüssigkeit gefüllt; eine „homogene Grundsubstanz" ist nirgends vorhanden. Das Pigment liegt stets innerhalb der Zellen, meist nah am Kern, freies Pigment außerhalb der Zellen habe ich nicht gesehen. Auch am entpigmentierten Schnitt sind die blassen Pigmentkügelchen klar zu erkennen; in den Zeichnungen sind sie der Deutlichkeit halber dunkel eingetragen.

Was Franz (1909b, p. 237 u. 238) als bei Formolfixierung entstandene Kunstprodukte beschreibt und tab. 9, fig. 37 abbildet, sind allem Anschein nach diese Zellen. Franz hat sie für „Verklebungen"[1]) gehalten.

1) Hier soll ein Irrtum in der vorläufigen Mitteilung berichtigt werden: Parreidt bildet tab. 2, fig. 13 nicht Zellen des Pectens ab, wie angegeben, sondern der Chorioidea.

Die von Franz beschriebenen Fasern sind vorhanden, aber sie liegen innerhalb der Zellen und ihrer Fortsätze. Bei Färbung mit Eosin-Hämatoxylin heben sie sich schlecht oder gar nicht ab, daher sind sie in Fig. 3 nicht zu sehen; mit Eisenhämatoxylin-Heidenhain treten sie vortrefflich hervor; in Fig. 4 (*Glfsr*) sind einige getroffen. In der Brücke sind sie meist so zahlreich, daß sie ganz das Bild beherrschen. Fig. 5 zeigt ein Stück aus der Brücke vom Waldkauz, mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Die vielen, längs und quer getroffenen Fasern machen hier ein Erkennen der Zellgrenzen unmöglich. Die entfärbten Pigmentkörner sind hier nicht eingetragen.

Auch am macerierten Material habe ich den Bau der Zellen studiert. Das Objekt wurde zu diesem Zweck in $^1/_{20}$ Müller-scher Lösung etwa einen Monat lang der Maceration ausgesetzt. Zur Herstellung der Präparate wurden kleinste Stückchen aus dem Pectengewebe unter dem mit Wachsfüßchen versehenen Deckglase durch leichtes Aufklopfen zum Zerfallen gebracht. Fig. 6, 7 u. 8 zeigen auf diese Weise isolierte Zellen von der Waldohreule. Sie stimmen mit den durch die Vitalfärbung und an den Schnitten gewonnenen Bildern gut überein. In Fig. 6 sieht man außerdem schön entwickelte Gliafüßchen an die Gefäßwand herantreten.

Dieser Befund — verästelte, faserführende Zellen — neben die Tatsache gehalten, daß der Pecten sich aus den Blättern der sekundären Augenblase entwickelt, legte den Gedanken nahe, daß es sich beim Pectengewebe um Neuroglia handeln könne.

Der Vergleich mit den Arbeiten über Neuroglia von Held, Krückmann und Imhof bestätigte das vollkommen. Namentlich Krückmann's Arbeiten kamen hier in Betracht, da sie die Neuroglia des Auges behandeln. Seine Darstellung der Neuroglia in der normalen menschlichen Retina (1905, tab. 5 fig. 3, 4, 5, 5a u. 8 — letztere von einem myopischen Auge) und ihrer Beziehungen zu den Retinagefäßen zeigt so viel Übereinstimmung mit den Verhältnissen im Pecten, daß ein Zweifel an der gliösen Beschaffenheit dieses nicht möglich ist. Die einzelnen Zellen haben in ihrem Bau eine große Ähnlichkeit mit den Pectenzellen, und über den Gesamthabitus des Gewebes heißt es (p. 361): „Es stellt also das gesamte retinale Neurogliagewebe eine einheitliche zusammenhängende Masse dar." An anderer Stelle (1906 b, p. 174) wird „die Tatsache von dem reticulären Bau, der netzigen Structur, bezw. der syncytialen Beschaffenheit des Gliazellprotoplasmas im Sehnerven und in der Netzhaut" hervorgehoben. Der Unterschied zwischen diesen Gliazellen der

normalen menschlichen Netzhaut und der Neuroglia des Pectens liegt im Mangel an Pigment bei den ersteren. Jedoch auch dieser fällt unter gewissen pathologischen Bedingungen im menschlichen Auge fort, da dann die Gliazellen der Netzhaut pigmentführend werden. Tab. 18 fig. 9, 10, 11 u. 12 (1905) hat Krückmann solche Zellen dargestellt. Es sind die typischen verästelten Zellen („Spinnenzellen") des Pectens, mit reichlicher Pigmenteinlagerung. Das Pigment besteht auch hier aus runden dunklen Körnchen und liegt bald den Kernen an, bald in den Fortsätzen.

Auch der Vergleich mit Imhof's Untersuchungen der Neuroglia im sogenannten Lumbalwulst der Vögel zeigte viel Übereinstimmendes. Die Schilderung der Zellen dort („Ischiocyten") könnte sich, bis auf größere Plasmaarmut und Mangel an Pigment, ebensogut auf die Pectenzellen beziehen. „Vom Plasmaleib aus strahlen mehrere radiäre protoplasmatische Fortsätze." „In den Protoplasmafortsätzen liegen nun eingebettet feine, dunkelgefärbte, unverzweigte fibrillenartige Gewebe, die sich stets mehr oder weniger weit verfolgen lassen, die Gliafasern" (p. 527). Auch hier handelt es sich um ein „protoplasmatisches Reticulum, dessen Elemente in syncytialer Verbindung sind" (p. 539). Interessant ist, daß der Lumbalwulst, ebenso wie der Pecten, ausschließlich aus Stützgewebe besteht, mit stark ausgebildetem Gefäßnetz. Durch die zwischen den Protoplasmaverbindungen entwickelten Intercellularräume, die freilich im Lumbalwulst noch größer sind, wird die Ähnlichkeit beider Gewebe noch erhöht. Sie sind hier lympheführend.

Zu diesen Hinweisen auf die gliöse Beschaffenheit des Pectens kommt noch das Vorhandensein einer Membrana limitans gliae perivascularis. Held hat dieselbe zuerst im Zentralnervensystem beschrieben als eine flächenhafte Anordnung der Neuroglia zur Abgrenzung des ectodermalen Gewebes gegenüber den mesodermalen Gefäßwänden. Krückmann (1905) weist sie in der menschlichen Retina nach und schildert ihre Zusammensetzung. Im Pecten ist sie überall an den Gefäßwänden leicht zu sehen. Fig. 3 (*L. p*) zeigt sie deutlich: stets sind die Gefäßwände von gliösen Elementen eingefaßt, die sie von den Intercellularräumen innerhalb der Glia trennen. Zur Bildung der Perivascularis treten die Plasmaleiber der Zellen und die Gliafüßchen in engsten Zusammenschluß. Daß auch die Fasern dabei beteiligt sind, zeigt Fig. 4 (*Glfsr*), wobei man zugleich sieht, daß sich die gliöse Membran auch in den engen Zwischenräumen zwischen den hart nebeneinander liegenden Ge-

fäßen findet. Es gilt also auch für die Perivascularis des Pectens, was Krückmann für diejenige der Retina nachweist: daß sie „durch Mitwirkung aller Gliaelemente eine mannigfaltige Abwechslung erfährt“ (1905, p. 359).

Die Beziehungen der Zellen zur Gefäßwand sieht man auch in Fig. 6, 7 u. 8. Sie haften ihr bald nur mit den Gliafüßchen (Fig. 6), bald mit dem ganzen Körper an (Fig. 7), an letzteren dabei zuweilen lappenartige Verbreiterungen bildend (Fig. 7 u. 8 *Pll*).

An der äußeren Oberfläche ist der Pecten durch eine epithelial angeordnete Schicht seiner Gliazellen begrenzt. An manchen Stellen stehen die Zellen etwa in der Art eines Cylinderepithels nebeneinander, z. B. in der Brücke (Fig. 15 u. 12). An anderen Stellen, wo das Gewebe lockerer ist, sind sie durch die Intercellularräume mehr oder weniger weit voneinander getrennt und berühren sich nur mit der verbreiterten Basis (Fig. 3 *Pll*). Wo die Gefäße bis hart an die Oberfläche herantreten, sind sie von einer oft nur sehr dünnen gliösen Plasmaschicht bedeckt. Um ein Oberflächenbild des Pectens zu bekommen, wandte ich die Zellgrenzendarstellung mit Silbernitrat an. Diese zeigte zweierlei Bilder: 1. Auf den Gefäßen liegen große regelmäßige, kernführende Zellen mit nur wenig Pigment, offenbar die Struktur der oben erwähnten dünnen Plasmaschicht (Fig. 9). Diese Zellen wären demnach sehr flach und daher mehr in die Breite entwickelt. 2. Im Gliagewebe zwischen den Gefäßen liegen viel kleinere, unregelmäßig geformte Zellen, und zwischen ihnen hier und da kleine, eckige Felderchen, wohl die Basis von Gliafüßchen (Fig. 10 *Glf*), denn letztere treten auch an die epitheliale Oberflächenschicht heran, wie das Schnittbild in Fig. 4 zeigt (*Glf*). Ein Vergleich der Fig. 9 u. 10, welche mit Hilfe derselben Vergrößerung gezeichnet sind, zeigt den Unterschied in Form und Größe der beiden eben geschilderten Zellarten. Wo kleinere Gefäße an die Oberfläche herantreten (Fig. 4), liegen ähnliche Verhältnisse vor wie im respiratorischen Epithel der Lungenalveolen: die Zellen legen sich mit dünnen, lappenartigen Verbreiterungen über die Außenseite kleinerer Gefäße herüber, um durch diese Überbrückung einen epithelialen Zusammenschluß der einzelnen Zellen zu ermöglichen.[1])

Endlich kam es noch zur Bestätigung der gliösen Natur der Pecten auf die Anwendung einer elektiven Gliafärbung an.

---

1) s. Oppel, Mikrosk. Anatomie, 6. Teil, 1905, p. 182 und fig. 84.

Eine zuverlässige Methode gibt es dafür zurzeit noch nicht. Ich habe zwei derselben, die nach Yamagiva und die nach Fieand (s. Technik), angewandt. Wenn dabei auch die Feinheiten der Gliastruktur nicht gleichmäßig zutage traten, so stimmte doch in gelungenen Präparaten bei beiden Methoden das färberische Verhalten des gesamten Pectens mit dem für Neuroglia angegebenen überein. Die homogene, von Franz für gliös gehaltene Gefäßwand färbte sich dabei nicht mit. Sie erschien vielmehr im Yamagiva-Präparat gegenüber dem blaßvioletten Pecten himmelblau, wie, laut Vorschrift, alles Bindegewebe, und im Fieand-Präparat war sie, wie letzteres, entfärbt, gegenüber dem vorschriftsmäßig blauen Pectengewebe.

Die Fieand'sche Färbung, der ich den Vorzug geben möchte, ließ zudem an manchen Stellen die Fasern im Pecten schön hervortreten. Zugleich zeigten die „Radiärfasern" (Franz) im Opticus unterhalb des Pectens stets die Gliafärbung (blau), wie die Müller'schen Stützfasern der Retina, während die übrigen Fasern des Sehnerven vorschriftsmäßig entfärbt waren. Fig. 11 ist nach einem solchen Präparat gezeichnet.[1]) (Fig. 11a gibt die Stelle des Frontalschnittes an, welche dargestellt ist.) Die „Radiärfasern" (*Rdf*) nehmen, wie auch Franz angibt, ihren Verlauf auf die Pectenwurzel zu, senkrecht zu den hier von der Retina kommenden Sehnervenfasern. Sie biegen jedoch nicht, wie Franz meint, auf kurze Zeit in eine zirkuläre (den Nervenfasern parallele) Richtung um, um von da aus feinste Fäserchen in die „Pectenfaserschicht" zu entsenden, sondern sie treten an die Gliazellen der Pectenwurzel („Kernzone" Franz) direkt heran. Zugleich zeigen einige von ihnen nach der anderen Seite hin einen Zusammenhang mit den Gliazellen im Opticus, denen sie allem Anschein nach entstammen. Beim Übergang des Opticus in die Retina sind sie besonders stark ausgeprägt und entstammen dort zum Teil dem intermediären Gliaring (Jacoby), von dort aus divergierend zum Pecten ziehend (*i. Glr*). Daran schließen sich auf der Retina die hier kräftiger entwickelten Müller'schen Stützfasern, welche eine starke Limitans interna bilden, die allmählich in das Pectengewebe übergeht. Es hat den Anschein, als ob diese „Radiärfasern" die Verankerung des Pectens in der Neuroglia des Sehnerven bewirkten. Ihr ausschließlicher Zweck kann es jedoch

1) Leider ist das Pigmentepithel von der Sehzellenschicht abgelöst und der Zusammenhang zwischen Retina und intermediärem Gliaring etwas eingerissen.

nicht sein, da Jacoby sie im Auge des Menschen auch nachgewiesen und mit der Weigert'schen Färbung als gliös erkannt hat.

Dieselben „Radiärfasern" sieht man auch auf jedem mit Eisenhämatoxylin behandelten Schnitt, nur heben sie sich dort nicht, wie hier bei der elektiven Färbung, von den Nervenfasern ab. Gegen die alte Auffassung, daß es sich hier um die bindegewebige Verbindung zwischen Pecten einerseits und Chorioidea resp. Bindegewebssepten des Opticus andrerseits handelt, spricht das negative Verhalten dieser Fasern gegenüber der Bindegewebsfärbung in den Methoden nach Blochmann und nach Mallory. Einen schönen Beweis für die gliöse und nicht nervöse Natur dieser Fasern gibt auch der Vergleich eines Fieand-Präparates mit einem nach Cajal hergestellten: was hier imprägniert ist an Fasern, ist dort ungefärbt, und umgekehrt.

Die von Franz beschriebenen Kölbchen, Hütchen und Härchen sind vorhanden, nur bilden sie keinen reizperceptorischen Apparat (Fig. 12—15). Die Kölbchen (*K*) sind nichts als leicht verdickte Endigungen von Gliafasern, die überall im Pecten an die Oberfläche und an die Gefäße herantreten. Auf Franz' (1909b) tab. 10 fig. 51 kann man das auch gut erkennen. Mit Eisenhämatoxylin und mit der Fieand'schen Gliafärbung treten sie überall gut hervor. In Fig. 11 sieht man sie am linksgelegenen Gefäß (*K*), ebenso daneben an der Pectenoberfläche. Fig. 12 u. 13 zeigen sie unter den Hütchen stehend, vom Waldkauz und vom Sperber, Fig. 12 manche im Zusammenhang mit der Faser. In einigen Fällen (Fig. 12) hat sich die Faser kurz vor dem Ende gegabelt und liefert so 2—3 Kölbchen.

Die „Hütchen" habe ich auch an allen untersuchten Arten gesehen, nur sind sie, in Übereinstimmung mit Franz, nicht leicht darstellbar, da sie bei intensiverer Färbung in einen homogenen Saum zusammenfließen. Es sind das zipfelförmige Erhebungen der Zelloberfläche, die sich in Mehrzahl auf einer Zelle finden. Sie finden sich nur an der Brücke, d. h. auf dem Teil, wo der Glaskörper fest am Pecten haftet, während er sich von den übrigen Regionen so leicht ablösen läßt wie von der Retina. Der makroskopische sowie mikroskopische Befund bestätigte dieses schon oft beschriebene Verhalten zwischen Pecten und Glaskörper. Dieses Festhaften des Glaskörpers steht im Zusammenhang mit den Plasmazipfelchen. Denn man sieht an geeigneten Stellen deutlich, wie Glaskörperfibrillen aus ihnen ihren Ursprung nehmen und von da aus ins Gewirr des

Glaskörpers vordringen (Fig. 13, 14 u. 15). Es ist somit die Brücke des Pectens mit an der Produktion von Glaskörperfibrillen im erwachsenen Vogelauge beteiligt. Die Zipfelchen kann man dabei gut mit den kegelförmigen Verlängerungen der Müller'schen Stützfasern vergleichen, die Tornatola, van Pée und Wolfrum für den Ursprung der Glaskörperfibrillen bei Säugerembryonen nachweisen. Bei Wolfrum sind sie in fig. 6 7 u. 8 dargestellt.

Die Form der Zipfelchen wird jedoch von der Fixierungsflüsssigkeit stark beeinflußt. Das sieht man besonders beim Vergleich der Fig. 13 u. 14. Der Pecten stammt bei beiden von der gleichen Art (Sperber); der in Flemming konservierte (Fig. 13) läßt jedoch die Zipfelchen viel ausgeprägter, sozusagen schematisierter hervortreten als das Zenker-Material (Fig. 14). Es hängt das vielleicht mit Retraktionserscheinungen des Pectens während der Fixierung zusammen. Auch fand ich sie zuweilen im gleichen Schnitt je nach der Stelle in der Brücke verschieden geformt.

In Fig. 12 (Eisenhämatoxylin) sieht man wohl die Zipfelchen, nicht aber ihren Zusammenhang mit dem Glaskörper. Das hängt damit zusammen, daß der Glaskörper stets entfärbt ist, sobald man scharf genug für die Darstellung der Hütchen differenziert. Das erklärt, warum Franz, der ausschließlich mit Eisenhämatoxylin färbt, den Zusammenhang mit dem Glaskörper nicht gesehen hat. Was er als „Härchen" beschreibt, sind wohl die vielleicht noch leicht gefärbt gebliebenen Ursprungsstellen der Fibrillen aus den Zipfelchen. Daß Sinneshärchen, zudem hier an der Basis von Zellen, ein Abweichen vom normalen Vorkommen bedeuteten, wurde schon in der vorläufigen Mitteilung hervorgehoben. Denn da der Pecten sich aus den sich über die Augenblasenspalte vorwölbenden Blättern der sekundären Augenblase entwickelt (s. u.), wenden auch seine Zellen, wie diejenigen der Retina, ihre basale Fläche dem Lumen der sekundären Augenblase zu.

Was nun die Struktur des Gewebes innerhalb der einzelnen Teile des Pectens anbetrifft, so ist sie nicht überall gleichartig. Im Gebiet der Falten ist das Gewebe meist am lockersten und zeigt die am besten ausgebildeten Intercellularräume. In der Brücke stehen die Zellen dicht, und der Faserreichtum ist stark entwickelt (Fig. 5), was bei der Aufgabe der Brücke, die Falten versteifend zusammenzuhalten, leicht verständlich ist. Auch die Pectenwurzel ist meist faserreich. Jedoch wechselt das Verhalten des Gewebes

nach den Arten. Eine für verwandte Arten gemeinsame Gesetzmäßigkeit dabei festzustellen war bei der geringen Zahl der untersuchten Arten und der Verschiedenheit innerhalb derselben nicht möglich. So schien es z. B. nach der Untersuchung vom Turmfalk und Sperber, als hätten die Tagraubvögel gegenüber den Nachtraubvögeln das dichtere Gewebe und das reicher entwickelte Gefäßnetz. Es erwies sich jedoch beim Bussard, daß das Gewebe in den gefäßarmen Falten noch lockerer ist als beim Waldkauz und die Brücke mit ungewöhnlich reichlichen Intercellularräumen die lockerste unter den untersuchten.

Die Stärke der Pigmentierung wechselt nicht nur nach der Art, sondern auch nach dem Individuum, wie ich das mehrfach (Gans, Bussard, Huhn, Ente) feststellen konnte. Im ganzen gilt jedoch, daß die Brücke der am stärksten pigmentierte Teil ist („Pigmentaufsatz" Kessler). Nach Krückmann und Jacoby erscheint die Neuroglia des Auges im Ophthalmoskop als heller Reflex. Ein unpigmentierter Pecten müßte demzufolge durch seine Lichtreflexe störend bei der Lichtperception der Retina wirken. Das erklärt vielleicht die in der Regel starke Pigmentierung. Beim Steinkauz fand ich Pigment auch in der Neuroglia des Sehnerven: der intermediäre Gliaring sowie der periphere Gliamantel und ebenso die Gliazellen innerhalb des Opticus führen mehr oder weniger reichlich Pigment. Dieses zeigte die gleichen, kugelförmigen Körnchen wie im Pecten, und auch die letzten Zellen im Pigmentepithel, beim Übergang desselben in den intermediären Gliaring, führten diese Form von Pigment, statt des gewöhnlichen stäbchen- bis schollenförmigen. Auch bei anderen Arten habe ich vereinzelt pigmentierte Zellen in der Opticusglia gesehen.

In betreff der homogenen Gefäßhüllen, die Franz für gliös hält, wurde bereits erwähnt, daß sie nach ihrem färberischen Verhalten für mesodermal angesehen werden müssen. Um sie auf ihren Gehalt an elastischen Fasern zu prüfen, wurden die Färbemethoden nach Weigert [1]) und nach Tänzer-Unna [2]) angewandt, beide mit negativem Resultat. Denn während die elastischen Fasern in Chorioidea und Sclera klar hervortraten, fehlte in den Hüllen der Pectengefäße jede Spur derselben. Von einer weiteren Untersuchung dieser Gefäßwände habe ich abgesehen.

1) in: Encyclopädie der mikrosk. Technik, 2. Aufl., 1910, 1. Teil, p. 294.

2) ibid., p. 295.

Zusammenfassung.

1. Das Gewebe des Pectens besteht aus Neuroglia. Diese tritt in Form von faserreichen, vielfach verästelten und untereinander anastomosierenden Zellen auf, zwischen denen flüssigkeitsgefüllte Intercellularräume liegen. Sie bilden somit ein reticuläres Syncytium.

2. An mesodermalen Bestandteilen finden sich im Pecten, außer dem Blut, nur die Gefäßwände, das heißt ein Endothel und eine homogene Hülle. Auch die homogene Gefäßhülle ist mesodermal. Die Neuroglia grenzt sich gegen sie mit einer überall entwickelten Membrana limitans gliae perivascularis ab.

3. An der Oberfläche des Pectens bildet die Neuroglia eine epithelial angeordnete Schicht. Jedoch sind hier, im Gegensatz zu anderen Epithelien, die Zellbasen der äußeren Oberfläche zugewandt (vgl. oben S. 16).

4. Das Pigment liegt stets innerhalb der Gliazellen oder ihrer Fortsätze.

5. Die Fasern im Pecten sind Gliafasern und keine Nervenfasern. Sie sind an der Brücke am stärksten entwickelt und endigen überall an der Oberfläche des Pectens und an den Gefäßen mit kolbenartigen Verdickungen. Diese „Kölbchen" sind somit keine reizperceptorischen Organe.

6. Die Zellen der Brücke zeigen zipfelförmige Erhebungen an der äußeren Oberfläche. Aus ihnen nehmen Glaskörperfibrillen ihren Ursprung. Das erklärt das hier feste Haften des Glaskörpers am Pecten.

7. Der Pecten ist also an der Produktion des Glaskörpers im erwachsenen Vogelauge mit beteiligt.

2. Embryonale Entwicklung.

Die embryonale Entwicklung des Pectens ist nicht so häufig untersucht worden wie das reife Organ und meist nur lückenhaft. Auch Kessler, der die Anfangsstadien eingehend schildert, gibt für die entscheidenden Stadien nur Lupenbeobachtungen. Daraus erklärt es sich wohl, daß der wahre Gang der Entwicklung, nachdem Parreidt den Zusammenhang zwischen Pecten und Retina schon erkannt hatte, erst von Bernd klargelegt worden ist: der Pecten entsteht aus den Blättern der sekundären Augenblase.

Da Bernd genauer auf die Auffassungen älterer Autoren von

der Pectenentwicklung eingeht, will ich von einer Wiederholung derselben absehen und nur die Angaben von Kessler, Parreidt und Bernd kurz resümieren.

Kessler läßt die Pectenentwicklung erst beim 5 Tage bebrüteten Embryo (Huhn) beginnen. Über dem proximalen Teil des arteriellen Augenbechergefäßes („zuführender Schenkel" der embryonalen Gefäßschlinge) hat sich eine Zellenleiste gebildet. Diese Zellen tragen den Charakter der Kopfplattenelemente und sind mit letzteren mittels eines schmalen Zellzuges durch die Augenblasenspalte hindurch verbunden. Ob sie durch Zuzug von daher sich vermehren oder ob sie durch eigene Proliferation das Wachstum der Leiste bewirken, läßt Kessler unentschieden. Über dem distalen Teil des Gefäßes findet diese Leistenbildung nicht statt. Beim etwas älteren Embryo (5 Tage 20 Stunden) trägt diese Leiste in ihrem proximalen Teil eine Verdickung, die im Querschnitt knopfförmig erscheint. Proximalwärts „folgen einige Schnitte, in welchen die Augenblasenränder sich an der allmählich immer niedriger werdenden Pectenanlage (Fig. 43) und nachdem diese gänzlich aus den Schnitten verschwunden, gegen einander aufbäumen, um allmählich — und zwar mit ihrer dem Glaskörper nächstliegenden Zellenschicht beginnend — ineinander überzugehen und zusammenzufliessen (Fig. 44). Diese letzteren Schnitte gehören derjenigen Stelle der Augenblase an, wo der Augenblasenstiel in die Augenblase übergeht" (p. 68). Eine Deutung dieses so wichtigen Vorganges findet sich nicht, und seine Bedeutung für die Pectenentwicklung, d. h. die Entstehung des Pectens aus den sich aufbäumenden Augenblasenrändern, konnte Kessler nicht erkennen, weil er von jetzt ab nur mit der Lupe beobachtet. Dabei ergibt sich, daß der Pecten als kleine Wand in den Binnenraum des Auges hinaufragt, die am freien Rande den späteren „Pigmentaufsatz" als durchsichtigen Saum trägt. Am 10. bis 12. Tage beginnt die Faltenbildung, von der Mitte nach beiden Enden hin fortschreitend. Am 17.—18. Bebrütungstage ist das Aussehen des Pectens schon fast dasselbe wie beim ausgeschlüpften Hühnchen, nur ist die Pigmentierung, die vom Pigmentaufsatz nach der Basis fortschreitet, noch nicht vollständig. Vom 16. Tage ist das mikroskopische Bild eines Querschnittes (Frontalschnitt Franz) dargestellt (fig. 45), das zeigen soll, wie die Sehnervenfasern an der Wurzel des Pectens denselben von seinem mesodermalen Mutterboden scheinbar trennen. In Wahrheit werde er durch die reichlichen Bindegewebszüge des Opticus, welche wohl den mesodermalen Kopf-

plattenelementen entstammten, in lebendiger Verbindung mit den bindegewebigen Hüllen des Auges erhalten.

Kessler ist also der Ansicht, daß der embryonale ebenso wie der vollentwickelte Pecten rein mesodermaler Natur sei.

Parreidt ist der Erste, der den Pecten seiner Entstehung nach in Beziehung zur Retina bringt. Seine Untersuchungen an Hühnerembryonen bilden jedoch nur den Anhang zu einer anderen Arbeit und sind daher eigentlich nur kurze Angaben über Beobachtungen, die nicht weiter ausgeführt werden. Sie seien wörtlich angeführt (p. 23):

„Am 3. Tage der Bebrütung sehen wir durch den Stiel der Augenblase spindelförmige Zellen in deren Inneres eindringen, die später wie im Glaskörper vorkommenden Zellen darstellen. Am 4. Tage erhebt sich über dem schon deutlich erkennbaren Opticus eine kleine Leiste, die sich auf Querschnitten als kleines Dreieck darstellt, deren Zellen denen der Retina gleichen. An diesem Tage treten auch die ersten Spuren einer Chorioidea-Anlage auf, und zwar sind dies spindelförmige Zellen, die denen gleichen, welche am Tage vorher in die Augenblase wanderten. Am 5. Tage bildet der Pecten einen kleinen Zapfen. Die Retina hat sich in mehrere Schichten geteilt. Blutgefässe sind noch nicht vorhanden. Am 6. Tage beginnt die Einwanderung der Blutkörperchen durch den Sehnerv. Von nun an beginnt der Pecten schneller zu wachsen und am 10. Tage sich einzufalten, ohne Strukturveränderungen aufzuweisen, die nicht schon allgemein bekannt wären."

Wie der Vorgang bei der Entwicklung des Pectens aus „Zellen, die denen der Retina gleichen" zu denken ist, gibt Parreidt nicht an, und es geht auch aus seinen Abbildungen nicht hervor. Das nachgewiesen zu haben ist das Verdienst Bernd's.

Bernd untersucht 9 Stadien von Hühnerembryonen an Querschnittserien (Frontalschnitte Franz). Beim jüngsten der untersuchten Embryonen (4 Tage 6 Stunden) ist die Augenblasenspalte fast in ihrem ganzen Verlauf von Mesoderm erfüllt, und ihre Ränder sind noch nirgends untereinander verwachsen. Die Mesodermzellen über dem Gefäß sind schon so angeordnet, wie bei Kessler's 5 Tage bebrütetem Embryo: proximal dem Gefäß in mehrfacher Schicht aufsitzend, distal dasselbe in einfacher Lage einfassend und sich flach über der Spalte ausbreitend. Die beiden folgenden Serien zeigen die Fortentwicklung derselben Verhältnisse. Der 5 Tage 6 Stunden alte Embryo bietet fast völlige Übereinstimmung mit Kessler's Be-

funden. Jedoch betont Bernd das Verhalten der Augenblasenränder im proximalen Teil der Spalte. Sie wölben sich am Mesodermkeil in die Höhe, ihn mit dem äußeren Blatt berührend. Der Mesodermkeil wird opticuswärts stetig kürzer, und die Augenblasenränder verwachsen zu einem „Tunnel“ über ihm. Wie bei Kessler verschmelzen dabei zuerst die Ränder des inneren, dann die des äußeren Blattes miteinander. Mit abnehmender Höhe des Mesodermkeils flacht sich auch der „Ectodermtunnel“ opticuswärts immer mehr ab. Bernd's Auffassung dieses Vorganges ist jedoch eine ganz andere als Kessler's: „Wir dürfen das Herüberwölben der Augenblasenblätter über die Mesodermanlage nicht als einfachen, auf diese Stelle beschränkten Schließungsvorgang der Augenspalte ansehen, müssen ihn vielmehr in die Bildungen des Pecten mit einbeziehen und, wie aus Folgendem hervorgehen wird, sogar als den wesentlichsten Faktor bei der Entwicklung dieses Organs ins Auge fassen. Die Augenspalte hat sich nicht nach Verschwinden des Mesodermkeils aus ihrer Lücke geschlossen, sie hat sich über ihm geschlossen und bildet auf seiner Grundlage an dieser Stelle eine Leiste, den ersten Beginn des späteren Pecten“ (p. 24 u. 25). Eine schematische Flächenansicht des Entwicklungsstadiums eines Pectens in der Mitte des 7. Bebrütungstages, d. h. 6 Tage 15½ Stunden (Abbild. 1), ergänzt durch Querschnittbilder (Abbild. 2—5), gibt eine anschauliche Übersicht über diese Entwicklungsvorgänge. Der ectodermale Tunnel ist durch Verschmelzen der Augenblasenblätter weiter linsenwärts über den Mesodermkeil vorgewachsen, ihn vom Glaskörper trennend. Dieser Vorgang ist bis zur Mitte des Mesodermkeils gediehen. Wo die Verwachsung der Augenblasenblätter noch nicht stattgefunden hat, liegen diese „aufgebäumt“ und distalwärts allmählich niedriger werdend den beiden Seiten des Mesodermkeils fest an. So sitzt das Mesoderm mit seiner leistenförmigen, im Querschnitt knopfförmigen Verdickung des oberen Randes in einer von den Augenblasenrändern gebildeten Höhle, „als wäre es in sie, wie in eine Form hineingegossen“. Im proximalen Teil ist der Pecten „in beträchtlicher Ausdehnung selbständig von den ectodermalen Augenblasenblättern gebildet, ohne deutliche mesodermale Unterlage“. Denn dort ist das Mesoderm durch die bei der Verwachsung der Augenblasenblätter entstehende ectodermale Zellwucherung bereits aus der Augenblasenspalte verdrängt. Die Zellen der beiden Blätter der Augenblase, des äußeren und des inneren, sind dabei von der Höhe des „Umbiegungsrandes“, d. h. von der Stelle an, wo

sie sich aus der Retina emporwölben, nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Die Pigmentierung des äußeren Blattes ist dort verschwunden und die reihenweise Anordnung der Zellen im inneren Blatt einem regellosen Durcheinander gewichen.

Ferner beobachtet Bernd an dieser Serie das Verhalten der Opticusfasern gegenüber der Pectenanlage. Die Sehnervenfasern ziehen (der damaligen Auffassung nach) vom Opticusstiel aus durch die den Pecten bildenden Zellenmassen der Augenblasenblätter hindurch, auf beiden Seiten nach außen umschwenkend, um am „Umbiegungsrand" auf den Retinalteil des inneren Blattes zu gelangen. Weiter linsenwärts ziehen die Fasern, statt direkt auf die Retina überzugehen, parallel mit der Augenspalte durch die Augenblasenblätter und entsenden nur dann und wann ein Bündel nach außen. Dadurch wird die später endgültige Trennung des Pectens von der Retina eingeleitet.

Die völlige Überwachsung des Mesoderms durch den Ectodermtunnel ist zu Beginn des 8. Tages erfolgt. Der Pecten selbst ist beträchtlich höher geworden und die Differenzierung zwischen den Zellen der Retina und des Pectens ausgesprochener. Die Sehnervenfasern scheiden die beiden Zellarten scharf voneinander. — Für 7 Tage 16 Stunden findet sich die Angabe: „Mesoderm und ectodermale Deckschicht gehen unregelmäßig in einander über und sind nicht mehr so deutlich getrennt wie in früheren Serien" (p. 38). „In der Nähe der Gefässe liegt offenbar mesodermales Gewebe, das man ziemlich weit in den Pecten hinein verfolgen kann" (p. 39). — Für die späteren, weniger genau bearbeiteten Stadien finden sich hauptsächlich Angaben über Höhenwachstum und Gefäßentwicklung. Bei 9 Tagen 1 Stunde fehlt das Pigment noch, bei 15 Tagen wird es als am Rande dichter gehäuft angegeben. Das letzte Stadium ist das 18tägige. Man sieht, wie die Lücken zwischen den zahlreichen Gefäßen von Zellen ausgefüllt werden, ob aber diese Zellen mesodermal oder ectodermal sind, „ist nicht mehr deutlich zu unterscheiden". Auch die Herkunft des Pigments bleibt unaufgeklärt: es könne ebensogut aus dem Mesoderm wie aus dem Ectoderm stammen.

Daraufhin wirft Bernd zum Schluß die Frage auf, was eigentlich aus den Zellen des Ectoderms wird, die an der Entwicklung des Pectens beteiligt sind. Denn das zwischen den zahlreichen Gefäßen liegende Gewebe, das von den meisten Autoren bisher für bindegewebig gehalten wurde, „kann sowohl

aus dem Mesoderm als dem Ectoderm gebildet sein". Andrerseits könnten aber auch die von Denissenko in der „Umhüllungsmembran" des ausgebildeten Pectens dargestellten Kerne auf „Reste der ectodermalen Pectenzellen" zurückzuführen sein.

Auf diese von Bernd offen gelassene Frage ist durch die vorliegenden Befunde am reifen Pecten Antwort gegeben. Es kam nur noch darauf an, Bernd's Resultate am embryonalen Material in diesem Sinne zu ergänzen und die Beziehungen des embryonalen Pectens zum Glaskörper zu untersuchen sowie die Gefäßentwicklung.

Ich habe meine Beobachtungen an 34 Schnittserien durch Hühnerembryonen [1]) im Alter von 48 Stunden bis 19 Tagen 1 Stunde gemacht. Ich greife davon diejenigen heraus, die für meine Resultate in Betracht kommen. Vorausschicken will ich, daß auch ich beim Konservieren gleichalter Stadien die von anderen gemachte Beobachtung bestätigt fand, daß die Entwicklung der verschiedenen Individuen recht verschieden weit fortgeschritten war und daß meine Beobachtungen in der Zeitangabe von denen anderer Autoren abwichen. Es mag das teils mit der Rassenverschiedenheit der Hühner zusammenhängen, teils mit dem Umstande, daß auch der sorgfältigst beobachtete Brutapparat leichten Schwankungen unterworfen ist. Die genaue Altersangabe der einzelnen Embryonen darf also als Maßgabe für das Stadium der Entwicklung nicht überschätzt werden.

Wenden wir uns jetzt den aus den Schnittserien gewonnenen Resultaten zu.

58 Stunden. Mit der primitiven Augenbecherarterie [2]) dringen Mesodermzellen in die sekundäre Augenblase ein. Sie kommen teils zusammenhanglos als freie Zellen im Glaskörperraum vor, teils dienen sie zur Bildung der einfachen Gefäßwand. Diese Zellen gibt auch Parreidt für den 3. Tag an. Da das Gefäß die Linsenanlage noch nicht erreicht, liegt der distale Teil der Augenblasenspalte noch mesodermfrei da. — Anschließend an die Mesodermzellen der Gefäßwand bildet sich von jetzt ab eine Mesodermleiste, der „Mesodermkeil" Bernd's. Sie scheint durch Proliferation dieser Zellen zu entstehen, da auch auf den jüngsten Stadien dort Mitosen zu beobachten sind. Die Mesodermzellen stehen schon hier in engster Beziehung zum Glaskörper. Für ein nur wenig älteres Stadium (61 Stunden) zeigt Fig. 16 diese Verhältnisse. Es ist da deutlich

1) s. den Abschnitt: Material und Technik.
2) s. den Abschnitt: Gefäße im embryonalen Pecten.

zu sehen, wie die Glaskörperfibrillen aus den Zellen austreten, sowohl aus dem mesodermalen am Gefäß wie aus den ectodermalen der Retina (links). Die so in nächster Nachbarschaft nebeneinander aus den verschiedenen Keimblättern hervorgegangenen Fibrillen unterscheiden sich nicht voneinander und gehen beide in das Fibrillengerüst des Glaskörpers über. Den Austritt der Fibrillen aus den Zellen der embryonalen Retina veranschaulicht Fig. 17 noch besser, aus dem der Pectenanlage gegenüberliegenden Gebiet des inneren Augenblasenblattes. Die Fibrillen treten aus Zellkegeln aus, wie Tornatola, van Pée und Wolfrum sie für die gleichen Verhältnisse bei Säugerembryonen angeben. Wieviel bei dieser Kegelbildung freilich beim vorliegenden Embryo auf Rechnung der Flemming-Fixierung zu setzen ist, muß wiederum dahingestellt bleiben. Daß es sich jedoch bei der Glaskörperstruktur nicht um Flüssigkeitsgerinnsel handelt, zeigt der Vergleich mit dem Lumen des Hirnbläschens in derselben Serie, dessen geronnener Inhalt ganz anders aussieht.

Von dem Augenblick an also, wo die Mesodermzellen in die sekundäre Augenblase gelangen, beteiligen sie sich an der Bildung des Glaskörpers. Diese geht zu gleicher Zeit auch von den Zellen des inneren Blattes aus. Auch die freien Mesodermzellen, die sich auf allen Entwicklungsstadien im Glaskörperraum finden, sind ebenso durch Fibrillen mit dem Glaskörper verbunden.

Mit 3 Tagen $22^1/_2$ Stunden hat das Mesoderm über dem Gefäß bereits so an Menge zugenommen, daß es im Schnitt als kleines Dreieck erscheint, auch hier stets deutliche Fibrillen in den Glaskörper ausstrahlen. In den Augenblasenstiel sieht man bereits Nervenfasern von den nächstgelegenen Teilen der inneren Augenbecherwand einwandern.

Bei 4 Tagen 1 Stunde findet zum erstenmal das Verwachsen der Spaltenränder über dem Mesoderm und dem Gefäß innerhalb der Spalte statt, d. h. die ersten Anfänge des Pectens werden angelegt (Fig. 18). Das geschieht unmittelbar hinter dem Übergang des Augenblasenstiels in die sekundäre Augenblase. Das Mesoderm ist hier so flach, daß ein Aufwölben der Spaltenränder an ihm nicht nötig ist; sie gehen glatt ineinander über. Die Nervenfaserentwicklung, die von proximal nach distal fortschreitet, ist noch nicht bis hierher vorgedrungen. Nach 4 Schnitten weichen die Spaltenränder wieder auseinander und lassen das Mesoderm hindurchtreten, auch hier ohne sich an ihm aufzuwölben. Das Mesoderm

bildet über dem Gefäß einen bereits ansehnlichen dreieckigen Aufsatz. Fig. 19 zeigt ihn aus dem distaleren Abschnitt, der nicht mit in den Aufbau des Pectens aufgenommen wird. Wiederum sieht man die Beziehungen zum Glaskörper, sowohl des Mesoderms als auch des Ectoderms (links).

In den folgenden Stadien — 4 Tage 3 Stunden, 4 Tage 12 Stunden, 4 Tage 13 Stunden — streckt sich der Mesodermkeil im proximalen Teil stark in die Höhe. Auch der strahlt nach allen Seiten hin Glaskörperfibrillen aus. Der Ectodermtunnel wächst weiter vor, ist aber noch nach wie vor flach. Auch von ihm gehen Glaskörperfibrillen aus, hier wie auch auf allen späteren Stadien, so daß die Überwachsung des Mesodermkeiles durch das Ectoderm für die Glaskörperbildung keinen Unterschied macht.

Bei ungefähr 5 Tagen ist der Mesodermkeil bereits langgestreckt. Sein Gewebe ist fester als das im darunter gelegenen Mesoderm, und die Kerne zeigen vielfach Mitosen. Es findet also Wachstum durch eigene Proliferation statt, nicht durch Zuzug aus den Kopfplatten, was Kessler und Bernd unentschieden ließen. Im mittleren Teil entwickelt sich der leistenförmige Aufsatz (Kessler, Bernd), der im Schnitt als knopf- bis spindelförmige Verdickung erscheint (Fig. 20). Auf späteren Stadien entstehen in dieser Verdickung die zahlreichen Hyaloidgefäße.[1]) Hier ist sie noch eine kompakte Zellenmasse, die sich lebhaft an der Produktion von Glaskörperfibrillen beteiligt. Dasselbe tun die freien Mesodermzellen (Fig. 20) und die Spaltenränder. Letztere sind hier schon leicht aufgebäumt, und der Ectodermtunnel ist etwas gewölbt. Doch auch dieser Vorgang ist von der Fixierungsflüssigkeit abhängig und tritt bei Flemming-Material schärfer hervor. — Zahlreiche Mitosen zeigen auch auf diesem Stadium an, daß beim Verschmelzungsprozeß der Spaltenränder eine lebhafte Zellvermehrung stattfindet. Jedoch sind nicht beide Spaltenränder gleichmäßig daran beteiligt, sondern der eine, der rostrale, wächst stärker vor (Fig. 21 u. 22). Seine Mächtigkeit nimmt namentlich an der gegen das Mesoderm gerichteten Seite zu. In den mehr proximal gelegenen Schnitten (Fig. 21) sieht man diesen Teil von Nervenfasern durchzogen. Sie kommen von der Retina und ziehen sich zum noch weiter proximal gelegenen Augenblasenstiel.

Dieses hier erst angedeutete ungleiche Verhalten der Spalten-

1) s. den Abschnitt über Gefäße im embryonalen Pecten.

ränder gelangt in späteren Stadien zu ausgeprägterer Entwicklung. Fig. 23 zeigt es am Embryo von 7 Tagen 1 Stunde. Dort tritt die stärkere, lappenartige Verdickung des rostralen Spaltenrandes gegenüber dem kaudalen scharf hervor. Da der Schnitt ziemlich weit distal liegt innerhalb der Serie, sind die Nervenfasern hier erst schwach entwickelt. Sie nehmen jedoch wieder den typischen Verlauf von der Retina durch das Verschmelzungsgebiet der Spaltenränder an der Pectenbasis in diese zwei unteren, noch durch Mesoderm getrennten Ectodermlappen. Weiter distal (Fig. 24) sind diese Ectodermlappen noch an beiden Seiten gleich mächtig, und der Mesodermkeil zwischen ihnen mit dem Gefäß reicht noch hoch hinauf. Die Nervenfaserbildung ist so weit noch nicht vorgedrungen. — Dasselbe Verhältnis an einem etwas jüngeren Stadium, 6 Tage $^1/_2$ Stunde, zeigen auch Fig. 33 u. 34 (leider sind die Schnitte etwas zerrissen). Bernd beobachtet dieses Verhalten auch und bildet es in seiner fig. 5 ab, er führt jedoch diesen „Opticuszapfen“ auf den Augenblasenstiel zurück. Tatsächlich ist es bei ganz proximal gelegenen Schnitten, wo der rostrale Ectodermlappen in den Augenblasenstiel übergeht, nicht zu entscheiden, inwieweit der Augenblasenstiel an seinem Aufbau beteiligt sein könnte. Wo jedoch dieser Ectodermlappen („Opticuszapfen“) mit fortschreitender Entwicklung immer weiter distalwärts unter dem Pecten vorrückt, entstammt er dem rostralen Spaltenrande. Denn in den frühesten Embryonalstadien liegt hier die offene Augenblasenspalte, und es ist daher die Annahme näherliegend, daß ihre zur Pectenbildung sich schließenden Ränder es sind, von denen aus diese Bahn für die Sehnervenfasern, d. h. ein Teil des Opticus, angelegt wird, als daß der Augenblasenstiel bis hierher vorwuchert. Für ersteres spricht auch die Bildung eines zweiten, wenn auch viel schmächtigeren Ectodermlappens am anderen Spaltenrande und die dadurch bedingte Zweiteiligkeit dieses Opticusteils während der Embryonalzeit, die auf allen Stadien zutage tritt. Die eben erwähnten Figuren zeigten sie. Für eine spätere Entwicklungszeit (14 Tage $1^1/_2$ Stunde) ist sie in Fig. 25 dargestellt, aus einem ziemlich distal gelegenen Schnitt der Serie. Diese Zweiteiligkeit schwindet ganz allmählich im Laufe der Entwicklung von proximal nach distal. Es geht das Hand in Hand mit dem Schwinden des Mesodermkeiles, der hier zwischen den beiden Teilen des Opticus liegt, wie das ja aus den Anfangsstadien des Pectens verständlich. Ob und wieweit dieses

Mesoderm dabei zur Bildung der zahlreichen Bindegewebssepten im Opticus verwandt wird, habe ich nicht verfolgt.

Das bei den Vögeln im Vergleich mit den anderen Wirbeltierklassen abweichende Verhalten des Sehnervs, der nicht in einer mehr oder weniger kreisförmigen Papille in die Retina eintritt, sondern, den Bulbus schräg durchsetzend, in der ganzen Ausdehnung des Pectens unterhalb desselben die Nervenfasern der Retina aufnimmt, ist dadurch erklärt. Denn der Sehnerv im Vogelauge geht somit nicht nur aus dem Augenblasenstiel hervor, sondern sein distaler unterhalb des Pectens verlaufender Abschnitt entwickelt sich in dem beim Verschmelzen der Augenblasenblätter gebildeten Gewebe. Wenn Froriep (p. 251) sagt, daß der Sehnerv bei Vögeln „einen mehr oder weniger ausgedehnten Abschnitt der Augenbecherspalte in Anspruch nimmt und diesen dadurch dauernd offen erhält", so wäre das nach dem eben Gesagten dahin zu berichtigen, daß gerade der Sehnerv den Verschluß der Spalte bildet, da er hier innerhalb der geschlossenen Spaltenränder entsteht.

Die so viel stärkere Entwicklung des Ectodermlappens am rostralen Spaltenrande erklärt es zugleich, warum der Opticus die Bulbuswand schräg durchsetzt.

Lieberkühn hat Ähnliches beobachtet und äußert sich darüber folgendermaßen: „Für die Bildung des Pecten und des im Augapfel verlaufenden Teiles des Sehnerven tritt eine Wucherung des Gewebes des Sehnerven und der Kopfplatten auf, so dass zu einer gewissen Zeit der im Bulbus verlaufende Teil dieselben sich garnicht gegen die später hier differenzierte Gefässlage der Chorioidea und gegen die Sclerotica abgegrenzt ist" (p. 363). Die hier hineinspielende Ansicht von der mesodermalen Herkunft des Pectens bewirkt wohl diese nicht ganz klare Auffassung.

Von dem nächsten Stadium (5 Tage 11 Stunden) an wölben sich die im distalen Teil noch unverschmolzenen Spaltenränder stärker am Mesodermkeil empor. Das Verhalten der beiden Ränder ist dabei ein verschiedenes: der eine, wiederum der rostrale, wächst viel höher am Mesodermkeil hinauf. Fig. 26 zeigt es für den Embryo von 5 Tagen 11 Stunden, Fig. 27 für einen etwa 6tägigen, doch läßt es sich von jetzt ab in allen Serien bis zur völligen Ausbildung des Pectens beobachten. Bernd bildet dasselbe in seiner fig. 3 ab, jedoch ohne im Text darauf einzugehen; auch auf Kessler's tab. 3 fig. 43 tritt es hervor. Der Mesodermkeil degeneriert dabei augen-

scheinlich, worauf sein lockeres Gewebe und die in seiner Umgebung herumliegenden losgelösten Zellen hinweisen. Weiter linsenwärts sind die beiden Spaltenränder wieder von gleicher Höhe, und das hier zum Teil noch gut erhaltene Mesoderm ragt als hoher, schlanker Keil zwischen ihnen hervor, auch hier nach allen Seiten Glaskörperfibrillen aussendend.

Noch weiter distal ändert sich das. Denn dort schließt sich jetzt der Teil der Augenspalte, der nicht an der Pectenbildung beteiligt ist. Hier soll mit wenigen Worten auf die Vorgänge beim Verschluß der Augenblasenspalte überhaupt eingegangen werden. Seit Bernd nachwies, daß der Pecten sich aus den sich zusammenlegenden Spaltenrändern entwickelt, ist die alte Annahme, daß die Spalte sich im Bereich des Pectens niemals schließe, hinfällig. Der Verschluß der Spalte schreitet jedoch nicht kontinuierlich, mit der Pectenbildung am Augenblasenstiel beginnend, nach vorn fort. Es müssen vielmehr, durch die Pectenbildung bedingt, zwei anfänglich getrennte Verschlußgebiete unterschieden werden. Das erste Verschlußgebiet ist das proximale, d. h. das Gebiet des Pectens, und der Verschluß geschieht hier durch die über dem Mesodermkeil verschmelzenden Spaltenränder, von proximal nach distal allmählich fortschreitend. Das zweite Verschlußgebiet ist das distale, zwischen dem Pecten und dem nach Nussbaum bei manchen Arten (Huhn, Fasan) offen bleibenden Ciliarteil der Spalte. Hier verschmelzen die Spaltenränder ohne Vorwölbung und Leistenbildung miteinander. Das auch hier durch die Spalte in die Augenhöhle hindurchtretende Mesoderm, welches in seinem unteren Teil schon vorher Rückbildung zeigt, wird dabei von seinem Mutterboden abgeschnürt. Der Verschluß vollzieht sich hier am 6.—7. Bebrütungstage, also noch bevor im ersten Verschlußgebiet, d. h. im Pecten, die Verschmelzung der aufgewölbten Ränder sich völlig vollzogen hat. Von diesen zwei getrennten Verschlußgebieten ist auch das Verhalten des in der ganzen Ausdehnung der Spalte angelegten Mesodermkeiles abhängig. Der proximale Teil desselben wird mit seinen Gefäßen in die Pectenanlage aufgenommen und durch die verschmolzenen Spaltenränder vom Glaskörperraum abgetrennt. Der distale Teil im zweiten Verschlußgebiet verbleibt, von seinem Mutterboden getrennt, innerhalb des Glaskörpers und wird mit den reichlich in ihm entwickelten Hyaloidgefäßen allmählich völlig rückgebildet.

Die Pectenanlage nimmt auf diesem Entwicklungsstadium

(6.—8. Bebrütungstag, untersucht an Embryonen von 5 Tagen 11 Stunden, 6 Tagen $^1/_2$ Stunde, 6 Tagen $10^1/_2$ Stunden, 7 Tagen — Stunde, 7 Tagen 1 Stunde) an Ausdehnung und namentlich an Höhe zu. Sein Gewebe ist von dem der Retina verschieden; es ist, wie Bernd angibt, lockerer, und die Kerne sind regellos angeordnet. Der eingeschlossene Mesodermkeil ist im proximalen Teil nur noch undeutlich zu unterscheiden. Die eine Serie (6 Tage $^1/_2$ Stunde) zeigt beim Verschmelzen der Spaltenränder insofern ein von den übrigen abweichendes Verhalten, als sie sich hier nicht über dem Mesodermkeil schließen, sondern seinen oberen Teil durch ihr Verschmelzen abschnüren. Der so isolierte Mesodermanteil löst sich auf, und seine Zellen liegen im Glaskörper zerstreut, jedoch durch Fibrillen mit ihm verknüpft (Fig. 35). — Die Nervenfaserbildung im noch zweigeteilten Opticus schreitet weiter distalwärts fort, so daß hier schon ein größerer Abschnitt des Pectens der „Mulde“ aufsitzt, welche die beiderseits von der Retina kommenden Sehnervenfasern unter ihm bilden.

In der Serie von 7 Tagen 11 Stunden ist der proximale Teil des Mesodermkeiles bereits in seiner ganzen Ausdehnung vom Ectoderm überdeckt. Im ectodermalen Gewebe beginnen feine Lücken und die ersten protoplasmatischen Ausläufer zwischen den Zellen sich zu entwickeln. Gleichzeitig beginnt die Differenzierung der Retina in ihre Schichten.

Mit 8 Tagen $2^1/_2$ Stunden tritt zum erstenmal Pigment auf. Es liegt in spärlichen, sehr kleinen Körnchen innerhalb weniger Zellen, jedoch über den ganzen Pecten verteilt. Hier ist auch die Bildung von Nervenfasern in Retina und Opticus bis ans distale Ende des Pectens vorgedrungen, und die beiden aus der Verschmelzung der Spaltenränder hervorgegangenen Organe, Pecten und Opticus, sind dadurch histologisch voneinander unterschieden.

In den nun folgenden Entwicklungsstadien vollzieht sich nach und nach die Ausbildung des Gliagewebes und entwickelt sich das Gefäßnetz. Wie das im Ectoderm eingeschlossene Mesoderm sich verhält, geht auch aus diesen Serien nicht hervor. Die angewandten Bindegewebsfärbungen wirken auf das Gewebe der jüngeren Stadien noch nicht elektiv; wo das später der Fall, findet sich, ebenso wie beim reifen Pecten, keinerlei färberischer Hinweis auf mesodermale Elemente innerhalb des Pectengewebes. Man muß daher wohl annehmen, daß das Mesoderm hier resorbiert wird, bis etwa auf den Anteil, von dem man annehmen könnte, daß er zur Gefäßentwick-

lung verwandt wird. — Die Pigmentanreicherung nimmt stetig zu. Die Faltung beginnt mit 9 Tagen 12 Stunden, in Übereinstimmung mit Kessler in der Mitte des bisher glatten Pectens, von da nach beiden Enden hin sich entwickelnd.

Der aus dem Aufbau des Pectens ausgeschlossene distale Teil des Mesodermkeils ist hier überall nur noch in Form eines Gefäßnetzes (Rete mirabile hyaloideum)[1]) vorhanden und in fortschreitender Rückbildung begriffen. Es sitzt meist dem Ectoderm des Pectens am oberen Rande im Distalteil der Serie einige Schnitte hindurch an; in Ausnahmefällen inseriert es an der Seite oder an der distalen Vorderfläche, was durch das Verhalten der Spaltenränder beim Verschmelzen bedingt sein mag. Zum letzten Male beobachtete ich am 17. Bebrütungstage das Haften einer kleinen Mesodermkappe am Pecten. Der Grad der Rückbildung ist individuell verschieden und zuweilen bei jüngeren Stadien weiter fortgeschritten als bei älteren. Stets jedoch steht er durch Fibrillenbildung in engster Beziehung zum Glaskörper. Dieser haftet andrerseits auf diesen Stadien schon besonders fest an der Brücke des Pectens.

Der Opticus ist zuerst im distalen Teil noch zweilappig, wie die bereits besprochene Fig. 25 (14 Tage $1^1/_2$ Stunden) zeigt. Nach und nach schwindet der Rest des trennenden Mesoderms, und der Opticus gewinnt seine bleibende einheitliche Form.

In den letzten Serien, 18 Tage 2 Stunden und 19 Tage 1 Stunde, entspricht das Gewebe schon dem des reifen Pectens, und an der Brücke sieht man stellenweise die Zipfelchen, aus denen im reifen Organ die Glaskörperfibrillen ihren Ursprung nehmen.

Zusammenfassung.

1. Während der Embryonalstadien des Pectens kann man, wie Bernd nachgewiesen hat, einen Mesodermkeil und eine ectodermale Pectenanlage unterscheiden.

2. Der Mesodermkeil bildet sich bald nach der Einstülpung der sekundären Augenblase mit dem Vordringen des arteriellen Gefäßes in dieselbe und erstreckt sich über das ganze Gebiet der Augenblasenspalte.

3. Die ectodermale Pectenanlage tritt am 5. Bebrütungstage auf in Form eines „Ectodermtunnels“, welcher durch die über

1) s. den Abschnitt: Gefäße im embryonalen Pecten.

dem Mesodermkeil verschmelzenden Ränder der Augenblasenspalte gebildet wird. Die Bildung dieses Tunnels schreitet, an Höhe zunehmend, allmählich linsenwärts fort, bis sich die Spaltenränder im Laufe des 8. Bebrütungstages völlig über dem proximalen Teil des Mesodermkeiles geschlossen haben.

4. Das Mesoderm liegt anfangs als deutlich unterscheidbarer Keil unter der ectodermalen Deckschicht, schwindet aber bei fortschreitender Entwicklung allmählich von proximal nach distal, bis beim vollentwickelten Pecten außer den Gefäßwandungen keine mesodermalen Bestandteile mehr nachzuweisen sind.

5. Innerhalb der Augenblasenspalte sind zwei Verschlußgebiete zu unterscheiden: das proximale, wo der Verschluß durch die ectodermale Pectenanlage bewirkt wird, und das distale, das vom Pecten bis zur Ciliarspalte reicht.

6. Im distalen Verschlußgebiet wird der Mesodermkeil durch die unter ihm sich schließenden Spalträder von seinem Mutterboden abgeschnürt und mitsamt den Gefäßen rückgebildet.

7. Sowohl die ectodermale Pectenanlage als auch der Mesodermkeil sind durch Fibrillenbildung am Aufbau des embryonalen Glaskörpers beteiligt.

8. Die Neuroglia des Pectens entstammt den beiden Blättern der sekundären Augenblase und wird durch Zellwucherung während des Verschlusses der Augenblase gebildet.

9. Diese Zellwucherung der Augenblasenblätter findet zugleich auch in der entgegengesetzten Richtung statt. Dort entsteht daraus der sich unter dem Pecten hinziehende Teil des Opticus. Der Sehnerv des Vogelauges bildet sich also nicht ausschließlich im Augenblasenstiel.

10. Pecten, Opticus und die beiden Blätter der Retina hängen somit genetisch aufs engste zusammen.

3. Ursprung der Gefäße im Pecten.

Über den Ursprung der Gefäße im Pecten finden sich bei verschiedenen Autoren (Owen, Bauer, Barkow, Leydig, Lieberkühn, Beauregard, Kessler, Michalcovics, Gadow u. A.) die dahin übereinstimmende Angabe, daß alle Gefäße des Pectens aus dem N. opticus und seiner Scheide kommen und nicht von der Chorioidea geliefert werden.

H. Virchow gibt referierend an, daß das Blut, „um zum Fächer zu gelangen, zuvor durch zwei Wundernetze laufen muß“ (p. 787).

Das erste ist das vom äußeren Ast der Carotis interna gebildete Rete mirabile ophthalmicum (Bauer). Aus diesem geht außer anderen Arterien auch die Art. ophthalmica hervor, die nach Barkow das zweite Wundernetz, das Rete mirabile pectinis, an der Außenseite des Sehnerven bildet. Barkow nennt es (p. 316) „den wahren Anhang, die äussere Hälfte des Kammes", weil die aus ihm entspringenden Gefäße den Sehnerv und seine Scheide durchsetzen und bis zum Pecten vordringen, wo sie sich zur Basalarterie des Pectens vereinigen. Auch nach Austritt aus dem Rete mirabile pectinis entsendet nach Barkow die Art. ophthalmica auf ihrem weiteren Verlauf unterhalb des Sehnerven bei manchen Arten (*Ciconia alba*, *Falco apivorus*) feine Zweige durch den Sehnerv zum Fächer. Barkow bildet unter den vielen von ihm untersuchten Arten dieses Wundernetz, das je nach der Art verschieden stark entwickelt ist, von *Podiceps subcristatus* (tab. 8 fig. 3) und von *Ciconia alba* (tab. 10 fig. 31) ab.

Gadow erwähnt nur kurz (p. 431): „Alle diese Gefässe (im Pecten) entspringen nicht aus der Chorioidea, sondern aus denen des N. opticus und seiner Scheide, d. h. aus der A. und V. ophthalmica."

Michalcovics gibt auf Grund von Injektionen an, daß „die Gefässe von den im Sehnerven verlaufenden, sowie hauptsächlich von dessen Scheide umhüllenden Gefässen kommen" und daß kein Zusammenhang mit den Gefäßen der Chorioidea besteht.

Am ausführlichsten behandelt Beauregard die Blutzufuhr zum Pecten, die er an Schnitten durch die Augen vieler Arten untersucht hat. Er kommt zum Resultat, daß der eine Teil der arteriellen Gefäße des Pectens dem Gefäßnetz des Opticus entstammt, der andere der Art. ophthalmica. Letztere treten, nachdem sie eine Weile in der Scheide des Sehnerven verliefen, in einem bis mehreren Zweigen, je nach der Art, durch den Opticus zum Pecten. Vom Rete mirabile pectinis ist nirgends die Rede, doch läßt sich das eben Angeführte unschwer in Beziehung zu den Angaben von Barkow bringen. — Der Abfluß des Pectenblutes geschieht in mehreren kleineren oder größeren Venen, die bei manchen Arten so voluminös werden, daß sie, den Opticus als Sinus umgebend, innerhalb der Sclera liegen, bis sie letztere durchbrechen und in einen großen Venenstamm münden, der zugleich einige Zweige der Vasa vorticosa der Chorioidea aufnimmt.

Diese Verhältnisse variieren fast bei jeder Art.

Mir kam es darauf an, die embryonale Entwicklung der Gefäße im Pecten zu verfolgen. Um die Befunde an den Hühnerembryonen deuten zu können, war es notwendig, vorher die Verhältnisse im Pecten des erwachsenen Huhnes genauer zu studieren, und ich will diese, an einer Serie von Frontalschnitten durch Pecten und Opticus gewonnenen Resultate auch hier denen am embryonalen Material vorausschicken. Ich fand dabei im wesentlichen Beauregard's Angaben bestätigt, nur scheint es mir geboten, ausführlicher darauf einzugehen. Der Verlauf der Gefäße innerhalb des Fächers soll nicht behandelt werden.

Als Quelle des Pectenblutes gilt auch beim Huhn die von den Autoren angegebene Art. ophthalmica mit dem Rete mirabile pectinis an der Außenseite des Opticus. Da die Verlaufsrichtung der von dort zuführenden Gefäße im Pecten beim Opticuseintritt beginnt, so soll auch die Reihenfolge bei der Aufzählung der einzelnen herzutretenden Gefäße in dieser Richtung erfolgen (von proximal nach distal).

Es sind das dreierlei arterielle Gefäße:

1. Die ersten, an der Basis des Pectens auftretenden Gefäße kommen aus dem Gefäßnetz des Opticus. Die kleinen, in den reichlichen Bindegewebstrabekeln des Nervs verlaufenden Arterien dringen bis zum Pecten vor und vereinigen sich dort zu größeren Stämmchen, die ihren Verlauf an der Basis des Fächers, in seiner Längsrichtung, nehmen. Eines davon ist von größerem Lumen — der Anfang der Arteria pectinis, der Basalarterie des Fächers (Fig. 28).

2. Diese erhält bald darauf Verstärkung durch eine einheitliche, größere Arterie, die ich als Arterie I bezeichnen will. Sie entstammt dem Rete mirabile pectinis und nimmt nicht am Gefäßnetz des Opticus teil, sondern verläuft eine Strecke weit (36 Schnitte à 10 μ) an seiner Außenseite in dem Bindegewebe. Dann durchquert sie den Opticus, etwa auf der Höhe des Winkels eintretend, den Chorioidea und Sclera miteinander bilden (Fig. 28), und mündet in die Arteria pectinis. Diese wird durch diesen Zufluß nur wenig voluminöser und scheint sich streckenweise zu verzweigen, da zuweilen mehrere kleinere Lumina im Querschnittsbild erscheinen.

3. Die Hauptmenge des arteriellen Blutes wird dem Pecten erst etwa in seiner Mitte von einer zweiten, bedeutend stärkeren Arterie, der Arterie II, zugeführt. Sie verläuft gleichfalls zuerst an der Außenseite des Sehnerven in dem Bindegewebe, aber eine größere

Strecke weit (durch 75 Schnitte à 10 μ) und fällt durch ihre sehr viel stärkere Wandung auf (Fig. 29). Dann durchbricht auch sie, eine kleinere Arterie (Fig. 29a) aus der Scheide mit sich nehmend, den Opticus als ein relativ mächtiger Stamm, um sich mit der Art. pectinis zu vereinigen (Fig. 30). Diese gewinnt dadurch bedeutend an Umfang.

Diese Arteria pectinis (Basalarterie) liegt — wie oft schon von den Autoren angegeben wurde — nicht im eigentlichen gliösen Pectengewebe, sondern in der hier recht tiefen Mulde, die von den auseinanderweichenden Sehnervenfasern gebildet wird. Von dort aus entsendet sie fortwährend Zweige in den Pecten und erscheint dadurch am distalen Ende des Pectens viel schwächer, bis sie ganz am Ende selbst in eine Pectenfalte aufsteigt.

Die von manchen Autoren (Lieberkühn, Leydig, Beauregard) angegebene Basalvene des Pectens findet sich beim Huhn nicht. Vielmehr sind es mehrere kleine Venenstämmchen an der Pectenbasis, in die sich die noch kleineren aus den Falten des Fächers kommenden vereinigen. Sie lassen sich manchmal einige Schnitte weit an der Basis des Pectens neben der Art. pectinis verfolgen, ehe sie, den Opticus durchquerend, abfließen, und könnten so eine einheitliche Basalvene vortäuschen.

Der Abfluß des Pectenblutes nimmt dreierlei Wege:

1. Hauptsächlich sind es 2 große venöse Sinus in der Opticusscheide, an den beiden Seiten des Sehnerven gelegen, die das venöse Blut des Pectens sammeln. Der an der äußeren Seite liegende ist der größere — er mag als Sinus I bezeichnet werden — und nimmt mehr Abflüsse auf. Im ganzen sind es 9 größere und kleinere Venenstämme, die, vom Pecten kommend, den Opticus nach und nach ganz nach Art der Arterien durchbrechen, um in die Sinus einzutreten; der erste davon fließt bald nach Eintritt der Arterie I aus dem Pecten ab (Fig. 29).

Der an der Innenseite des Sehnervs gelegene Sinus — er sei als Sinus II unterschieden — nimmt 4 kleine Venenstämmchen auf.

Beide Sinus liegen nach außen von den arteriellen Gefäßen in der Sclera. So wird auch die Art. II, während sie dort verläuft, von Sinus I umgriffen (Fig. 29).

An der unteren Opticuswand, zwischen den zwei ebengenannten Sinus, liegt endlich noch ein dritter, Sinus III. Er ist weniger voluminös und empfängt nicht direkt Venen aus dem Pecten. Viel-

leicht dient er zur Aufnahme des venösen Blutes aus dem reich vascularisierten Opticus. Weiter distal scheint er mit den beiden anderen Sinus zu verschmelzen, falls die Öffnung in der sehr zarten Scheidewand nicht auf eine Zerreißung zurückgeführt werden muß. Fig. 29 u. 30 zeigen nur die Anfänge der 3 Sinus, distal sind sie weit mächtiger entwickelt.

Aus diesen Sinus findet das Pectenblut im distalen Teil seinen endgültigen Abfluß, der in mehreren aufeinanderfolgenden Stämmchen vor sich geht, in eine große Vene, die unter dem Opticus verläuft (Fig. 31 zeigt diesen Abfluß für Sinus I). Kessler nennt sie die „große Chorioidalvene" und bildet sie auf seiner tab. 3, fig. 46, 49 u. 50 ab. Er schildert Herkunft und Verlauf derselben wie folgt (p. 73): „Zwei von den Ciliarkörpern herkommende Venen nämlich fliessen in der Gegend des distalen Endes des Pecten zu einem mächtigen Stamm zusammen, welcher in der Chorioidea eine Strecke parallel mit der Basis des Pecten medianwärts läuft, um dann etwa in der Mitte der Längsausdehnung desselben, nicht weit von der Durchbruchsstelle der Sclera durch den N. opticus durch ein besonderes Loch in der Sclera an die Aussenfläche des Bulbus zu bringen." — Ich habe die Angaben in betreff der zwei sie bildenden Venen am embryonalen Material (vom 13. und 14. Bebrütungstage), wo die Schnittserien durch den Bulbus in toto geführt sind, bestätigt gefunden. Hinzugefügt sei noch, daß diese zwei Venen sich durch ihre Mächtigkeit vor allen anderen Chorioideagefäßen auszeichnen und bis weit hinauf in der Gegend des Corpus ciliare sich verfolgen lassen, wo sie sich aus der Vereinigung kleinerer Venen zu bilden scheinen. Vielleicht handelt es sich hier um die zwei Venen, die Virchow als charakteristisch für die Chorioidea des Wirbeltierauges angibt.

Während des Verlaufs dieser großen Chorioidalvene unterhalb des Opticus finden sich zwischen ihr und den benachbarten Chorioideagefäßen, in Übereinstimmung mit Beauregard's Angaben, nach beiden Seiten hin Verbindungen statt, im ganzen etwa 8mal. Sie ist somit vollständig als zum System der Chorioidea gekennzeichnet. Und wenn von den arteriellen Gefäßen des Pectens mit Recht gesagt werden darf, daß sie in keinem Zusammenhang mit den Gefäßen der Chorioidea stehen, so gilt das von den venösen Gefäßen keineswegs.

2. Gegen das distale Ende des Pectens hin, wo die Masse des Opticus schon gering ist, nehmen zwei aus den Pecten kommende

Venen den Weg nicht direkt durch die Sclera und die Sinus zur Chorioidalvene, sondern mit einem Umweg durch die Chorioidea. Von dort aus jedoch treten sie vereinigt und einige Chorioideagefäße mit sich nehmend durch die Sclera hindurch, um auch in die große Chorioidalvene zu münden.

Der durch seine oben erwähnten Abflüsse bedeutend zusammengeschrumpfte Rest der vereinigten Sinus — vielleicht handelt es sich hier nur noch um Sinus III — findet seinen letzten Abfluß gleichfalls nach der Chorioidea hin. Auf beiden Seiten gibt er Zweige ab, die die Sclera durchbrechen und in die Chorioidea eintreten. Der Zweig, der nach der Außenseite des Opticus hinzieht, mündet in der Chorioidea in eine der beiden eben erwähnten Pectenvenen und mit ihr somit nachher auch in die große Chorioidalvene. Der andere, zur Innenseite hin, macht selbständig einen Umweg durch die Chorioidea, um jedoch auch durch die Sclera hindurchtretend in der großen Chorioidalvene anzukommen.

3. Ganz am distalen Ende des Pectens findet endlich noch ein Abfluß statt. Nach dem Schwinden des Opticus liegt hier die Chorioidea direkt unter dem Pecten, und die betreffende Vene tritt unmittelbar unter der Basis des Pectens zwischen die Chorioideagefäße. Ihren weiteren Verlauf zeigt die Serie nicht mehr.

4. Gefäße im embryonalen Pecten.

Uber die Gefäße im embryonalen Pecten fand ich ausführlichere Angaben bei Beauregard, Kessler und Bernd.

Nach Beauregard beginnt die Pectenanlage zwischen dem 4. und 5. Bebrütungstage. Er findet zur selben Zeit Gefäße im embryonalen Chorioideagewebe unterhalb der Augenblasenspalte. Ein Vordringen derselben in die Spalte kann er nicht beobachten, er schließt es jedoch aus dem gefäßartigen Aussehen des Mesodermkeiles im Schnitt. Ferner findet er am frischen Totalpräparat am distalen Ende des embryonalen Pectens eine Basalarterie, von der aus ein Geflecht von 2—3 Gefäßen in den Glaskörper aufsteigt und sich zu einem größeren Stamm, der Arteria hyaloidea, vereinigt, die bis zur Linse vordringt. — Für den 8. Bebrütungstag gibt Beauregard in der Mulde der Sehnervenfasern an der Basis des Pectens den Querschnitt eines Gefäßes an. Im Pectengewebe sind noch keine Gefäße entwickelt außer dem an der Basis des distalen Teiles schon am 5. Tage beobachteten, aus dem die Art. hyaloidea hervorgeht. Jetzt finden hier kleine sackartige Vorstülpungen zwischen den ein-

zelnen Hyaloidgefäßen statt, die als sprossende Gefäße gedeutet werden und den Schluß ergeben, daß das Gefäßnetz des Pectens aus dem Netz der Art. hyaloidea entspringt. Am 9.—12. Bebrütungstage sind keine Gefäße im Pecten, bis auf die oben geschilderten. Die Hyaloideagefäße, „destinés au cristallin", streben jedoch eine Loslösung vom Pecten an. Vom 9.—18. Tage schwindet die Art. hyaloidea durch vollständige Rückbildung, und die Pectengefäße entwickeln sich, so daß am 19. Tage die Masse des Pectens fast ganz aus Gefäßen besteht.

Kessler gibt das Auftreten einer Gefäßschlinge im embryonalen Auge in schon sehr frühen Entwicklungsstadien an, nämlich zur Zeit der Einstülpung der Augenblase. „Aus den Kopfplatten an der Randfläche des Hirnrohrs hervorkommend, steigt das Gefäss an der Bauchfläche des Augenblasenstiels empor, verläuft dann horizontal distalwärts, biegt unterhalb der Linse scharf um, um ventral-medianwärts wieder zu derselben Gegend zurückzulaufen, aus der es aufgestiegen war; es bildet also eine Schlinge mit einem oberen zuführenden und einem unteren zurückführenden Schenkel" (p. 35; Fig. 4, 5, 6A, 7C, 8, 10 auf Taf. I).

Die nun folgenden ausführlichen Angaben beziehen sich auf etwas spätere Stadien, bei denen eine genauere Altersangabe fehlt. Der zuführende Schenkel wird aus mehreren kleinen Gefäßchen gebildet, die den im Querschnitt „dachrinnenförmigen" (Remak) Opticus umgeben und in der Nähe der Übergangsstelle des Stiels in der Augenblase sich in ein Stämmchen vereinigen, „welches sich hier in die Rinne des Augenblasenstiels legt und mit dieser ins Cavum der Augenblase übergeht" (p. 36). Die Figuren von Kessler's tab. 3 erläutern den Vorgang. — Der rückläufige Schenkel ist kein einheitlicher, sondern wird im Querschnitt von mehreren kleinen Gefäßlumina in den Kopfplatten unterhalb der Spalte repräsentiert. Der zuführende Schenkel „entsendet schon während seines Verlaufs über die Spalte feinste Zweige durch die Spalte hindurch, welche dieselbe medianwärts rückläufige Richtung einschlagen, wie der zuletzt unterhalb der Linie die Spalte durchsetzende Stamm selbst" (p. 36). — Beim etwa 4tägigen Embryo zeigt der zuführende Schenkel eine Teilung in mehrere Zweige. Beim 5tägigen — auf dieses Stadium verlegt Kessler die erste Pectenanlage — beginnt das allmähliche Atrophieren des distalen Teiles des zuführenden Gefäßes beim weiter fortschreitenden Verschluß der Augenblasenspalte. Der proximale Teil ist verengt, kleiner, und trägt den mesodermalen Zellzapfen.

Die Schilderung der älteren Stadien erfolgt auf Grund von Lupenbetrachtungen, und das genauere Studium des Gefäßverlaufs ist somit ausgeschlossen. Es findet sich jedoch die Schilderung und Darstellung (Textfig. IV, p. 70) des distalen, atrophierenden Teils des zuführenden Gefäßes, der sich beim 8—9tägigen Embryo als feiner Strang bogenförmig vom distalen Ende der Pectenbasis über die Verwachsungsspur der Augenblasenspalte hinzieht.

Aus dem persistierenden Teil des zuführenden Gefäßes geht nach Kessler die Basalarterie des ausgebildeten Pectens hervor. Der Abfluß des Blutes erfolgt jedoch, dank dem Atrophieren des distalen Teils, ausschließlich in den obenerwähnten Zweigen, die der persistierende Teil schon auf frühen Embryonalstadien durch die Augenspalte in die Kopfplatten sendet. Sie geben die der Lage nach völlig entsprechenden abführenden Gefäße des erwachsenen Pectens ab. Ob die große Chorioidalvene, welche diese Abflüsse aufnimmt, aus dem abführenden Schenkel der embryonalen Gefäßschlinge hervorgeht oder nicht, erwähnt Kessler nicht. — Bei der Frage nach der Entwicklung der Gefäße innerhalb des Pectens — ob in loco durch Differenzierung des nach Kessler mesodermalen Zellenmaterials oder durch Seitensprossen der Basalarterie sich vollziehend — neigt Kessler auf Grund seiner mikroskopischen Bilder zur ersteren Ansicht.

Bernd baut die Deutung seiner Befunde auf Kessler's Angaben von der Gefäßschlinge auf, wobei jedoch naturgemäß seine Auffassung der Pectenentwicklung vom Ectoderm aus ins Gewicht fällt.

Beim Embryo von 6 Tagen $15^1/_2$ Stunden sieht Bernd zum ersten Mal ein selbständiges, zusammenhängendes Gefäß im ectodermalen Teil des Pectens auftreten, während das zuführende Gefäß Kessler's an den Mesodermkeil gebunden erscheint und mit diesem die Pectenanlage verläßt. Dieses Ectodermgefäß tritt beim Embryo von 7 Tagen deutlicher auf und ist linsenwärts weiter bis in den Mesodermkeil zu verfolgen. Da es sich hierbei dem zuführenden Gefäß Kessler's nähert, hält Bernd es für einen rückläufigen Ast desselben. Denn hier im Mesodermkeil liegen die beiden Gefäße nahe beisammen, und das untere, das zuführende Gefäß Kessler's, schickt Zweige zum oberen. Opticuswärts weichen sie stark auseinander, und da der Mesodermkeil dort schon vom Ectoderm verdrängt ist, liegt das obere Gefäß bereits mitten im Ectoderm. Unter ihm treten beiderseits die Sehnervenfasern auseinander, so daß es in die so gebildete Mulde zu liegen kommt, genau wie die Basal-

arterie im ausgebildeten Pecten. In diesem Gebiet werde also ein rückläufiger Ast des ursprünglichen Basalgefäßes zum bleibenden Basalgefäß. — In den folgenden Stadien schreite die Mulde der Sehnervenfasern in ihrer Entwicklung linsenwärts fort, das Basalgefäß nebst den hier danebenliegenden Lumina umgreifend. Diese Gefäße seien (7 Tage 16 Stunden) fast bis zuletzt opticuswärts zu verfolgen. Für den 15. Tag wird zum erstenmal das Vorhandensein von Capillaren in der Mitte des ectodermalen Pectens angegeben; die schon mit 7 Tagen 6 Stunden auftretenden Lücken im ectodermalen Gewebe seien nicht mit Sicherheit als solche aufzufassen. — Über Pectenvenen findet sich nur die Bemerkung, daß in späteren Stadien ein zweites, dünnwandiges Gefäß auftritt, dessen Beziehungen zur „vermeintlichen Basalvene, die einige Autoren angeben", jedoch offen gelassen werden. Auch ein Gefäßlumen im peripheren Mesoderm, dem Kommunikationszweig zweier dort liegender Venen angehörig, wird erwähnt, aber nicht weiter ausgelegt. — Allem nach sei es wahrscheinlich, daß die Gefäße im Pecten auf das „ursprüngliche, mesodermale Basalgefäß" zurückzuführen sind.

Ich habe an meinen Schnittserien durch Hühnerembryonen die Entstehung der Basalarterie im Ectoderm des Pectens genauer zu verfolgen versucht. Bei der Zartheit des embryonalen Materials ist das nicht ganz leicht. Denn abgesehen von Zerreißungen und Quetschungen sind die kleinen Lumina der embryonalen Gefäße auch an gut erhaltenen Objekten wenig widerstandsfähig und, wo sie keine Blutkörperchen enthalten, oft zusammengedrückt. Daher fehlen sie in manchen Schnitten der Serie, während sie in den Nachbarschnitten deutlich vorhanden sind. Aus diesem Grunde spricht wohl auch Bernd von zusammenhanglosen Gefäßen. Denn der Verlauf der Gefäße ist dadurch nicht immer lückenlos zu verfolgen, und die Sicherheit der Befunde wird beeinträchtigt.

Für die frühesten Embryonalstadien fand ich Kessler's Angaben völlig bestätigt und habe oben schon den zuführenden Schenkel der Gefäßschlinge Kessler's, den ich nach Froriep's Vorschlag (p. 246) als primitive Augenbecherarterie (Art. cupulae opticae) bezeichnen will, in Zusammenhang mit der ersten Anlage des Mesodermkeils gebracht.[1]) In der schon erwähnten Fig. 16 sieht man beide Schenkel der Gefäßschlinge; der Schnitt liegt nahe

1) S. 23.

bei der Umbiegungsstelle der Arterie in den rückläufigen Schenkel. Daß in den frühesten Stadien die Gefäßschlinge noch nicht bis zur Linsenanlage vordringt, wurde auch schon angegeben. Das Vorrücken vollzieht sich allmählich, bis etwa beim Embryo von 3 Tagen $12^1/_2$ Stunden die volle Strecke der Art. cupulae opticae angelegt ist. — In Fig. 18 (4 Tage 1 Stunde) sieht man diese Arterie unter den zum erstenmal verschmolzenen Spaltenrändern im Mesoderm. Sie dringt dann mit dem wieder freigewordenen Mesoderm in die Augenblasenhöhle vor und verzweigt sich, wie schon Kessler angibt, im distal gelegenen Teil (Fig. 19). Das untere, hier in der Spalte liegende Gefäßlumen (V) gehört einem der Zweige an, welche die Art. cupulae opticae von den frühesten Stadien an zu den im Mesoderm unterhalb der Spalte verlaufenden Gefäßen sendet. Diese repräsentieren, wie auch Kessler beobachtet, den jetzt nicht mehr einheitlichen rückläufigen Schenkel der Gefäßschlinge. Der in der Figur dargestellte Schnitt gehört dem distalen Teil des Mesodermkeils an, der nicht mit in den Pecten aufgenommen wird. Innerhalb der Pectenanlage bleibt die Art. cupulae opticae einheitlich.

Die erste Anlage der Arterie I des ausgebildeten Pectens glaube ich am Embryo von 5 Tagen 11 Stunden beobachtet zu haben. Denn ein zweites Gefäß, aus dem Mesoderm an der Außenseite der Opticusanlage kommend, nimmt seinen Verlauf in den Mesodermkeil des Pectens. Es drängt sich an der dort gelegenen Art. cupulae opticae vorbei und legt sich an die äußerste Spitze des Mesodermkeils in den Winkel zwischen den dort verwachsenden ectodermalen Spaltenrändern, ohne jedoch noch ins Ectoderm eingeschlossen zu werden. So läuft es durch den „Ectodermtunnel“ hindurch und ist distal noch eine Strecke weit innerhalb des Mesodermkeils zu verfolgen. Dann scheint es mit der unter ihm verlaufenden Art. cupulae opticae zu verschmelzen.

Der Embryo von 6 Tagen $^1/_2$ Stunde zeigt das noch klarer. Das Verwachsen der Spaltenränder ist hier schon so weit fortgeschritten, daß jenes Gefäß, die Arterie I, eine kurze Strecke weit bereits innerhalb des Ectoderms liegt. Anfangs sieht man sie im Mesoderm bei der zweiteiligen Opticusanlage verlaufen (Fig. 32).[1]) Dann gerät sie mit dem schon stark reduzierten Mesodermkeil zwischen die beiden Opticuslappen (Fig. 33). Endlich ist sie, wenige Schnitte

1) Leider sind die Umrisse einer dieser Figuren vielfach durch Zerreißungen in den Schnitten gestört.

weiter, so hoch hinauf vorgedrungen, daß sie ganz vom auf diesem Stadium schon verschmolzenen Ectoderm umgeben ist (Fig. 37). Sie liegt hier an der Basis des Pectens und bildet somit die erste Anlage der Arteria pectinis innerhalb des Ectoderms. Allem Anschein nach handelt es sich hierbei um dasselbe Gefäß, das Bernd mit 6 Tagen 15 Stunden auftreten sieht und das er als rückläufigen Ast des zuführenden Gefäßes deutet. Die Art. cupulae opticae verläuft noch im Mesodermkeil darunter. Diese ist es, aus der das stärkste und blutreichste zuführende Gefäß im vollentwickelten Pecten, nämlich die Art. II, hervorgeht. Das sieht man aus Folgendem. Weiter linsenwärts, wo auch der obere Teil des Mesodermkeiles noch nicht vom Ectoderm resorbiert ist, liegt die Art. I im obersten Teil dieses Keiles (vgl. Bernd), während die Art. cupulae opticae nicht weit darunter verläuft (Fig. 35). Nach einer Weile vereinigen sich diese beiden Stämme, indem die Arteria cupulae opticae aufwärts bis zur Arterie I vordringt, so wie es im erwachsenen Pecten die Arterie II tut, und legen damit den letzten voluminösesten Abschnitt der Arteria pectinis an (Fig. 36). Diese verläuft hier noch innerhalb des Pectenmesoderms. Die Aufnahme ins Ectoderm geschieht erst nach und nach bei weiterem Vordringen der Verschmelzung beider Spaltenlippen und dem dabei erfolgenden Resorbiertwerden des Mesodermkeiles, bis der im voll entwickelten Organ bestehende Zustand erreicht ist.[1]) — Diese Art. pectinis gibt mehrere Zweige zu den unter ihr im Mesoderm liegenden Gefäßen ab, es sind das die Venen des reifen Pectens. In Fig. 37 ist eine solche dargestellt. Es sind das dieselben Verbindungszweige, wie sie von Anfang an zwischen der Art. cupulae opticae und dem rückläufigen Schenkel der Gefäßschlinge resp. den aus ihm hervorgegangenen Mesodermgefäßen bestanden haben und deren Beziehungen zu den Verhältnissen im ausgebildeten Pecten nun klar werden. Dann verläßt die Art. pectinis die Pectenanlage und verläuft weiter in dem Teil des Mesodermkeiles, der später rückgebildet wird. Dieser Teil ihres Verlaufes resp. der Art. cupulae opticae persistiert also nicht, sondern wird später beim Abschluß der Pectenanlage durchs

1) Es ist das, wie gesagt, nicht völlig lückenlos zu verfolgen, doch glaube ich aus dem Gesamteindruck und aus der Übereinstimmung mit dem Verhalten im Pecten des erwachsenen Huhnes diese Schlüsse ziehen zu dürfen.

völlige Verschmelzen der vorgewölbten Spaltenränder vom persistierenden Teil, der Art. pectinis, abgeschnürt und ganz allmählich während der Embryonalzeit mit dem Mesodermkeil rückgebildet. In der vorliegenden Serie unterliegt der Mesodermkeil bereits ein wenig dem Verfall. Die Spaltenränder des zweiten Verschlußgebietes sind verschmolzen, und die Arterie sitzt ihnen lose auf (Fig. 38). Linsenwärts findet Verzweigung statt (Fig. 39) und endlich im Ciliargebiet der Austritt durch die offene Spalte (Fig. 40).

Ich möchte diesen nicht persistierenden Teil, dem Beispiel Beauregard's folgend, als Arteria hyaloidea bezeichnen. Es ist dieses Gefäß der Art. hyaloidea im Auge der Säuger auch völlig homolog, da auch diese der Art. cupulae opticae frühester Embryonalstadien entstammt und ebenso normalerweise nur während der Embryonalzeit zu beobachten ist. Auch die Bedeutung dieses Gefäßes muß, gleich der der Art. hyaloidea der Säuger, in der Ernährung des Glaskörpers zu suchen sein.

Auf dem gegebenen Stadium (6 Tage $^1/_2$ Stunde) ist die Art. hyaloidea, wie gesagt, noch einheitlich, bis auf die leichte, schon in frühen Embryonalstadien vorhandene Verzweigung nahe der Ciliarspalte. In den nun folgenden Stadien jedoch entwickelt sie bei ihrem Austritt aus der Pectenanlage ein wahres Wundernetz von Gefäßchen, das Rete mirabile hyaloideum. Da sie im schlanken Mesodermkeil entstehen, liegen sie meist untereinander. Fig. 41 zeigt sie für 9 Tage 2 Stunden im Glaskörper über der geschlossenen Spalte. — Beauregard's Abbildungen (tab. 3 fig. 26 u. 28) und Ausführungen (vgl. oben) geben dasselbe an. Seine Auffassung geht dahin, daß die Art. hyaloidea zur Ernährung der Linse dient, da sie nach Beobachtungen am Totalpräparat nahe zur Linse herantritt. Ich fand im Schnitt nirgends direkte Beziehungen zur Linse. — Die Entwicklung des Rete mirabile hyaloideum ist individuell verschieden, ebenso wie der Grad der Rückbildung der Hyaloidgefäße, die oft bei jüngeren Embryonen weiter vorgeschritten war als bei älteren. Sie beginnt meist am distalen Teil mit der Art. hyaloidea, während der proximale, das Wundernetz, als ein Gewirr von degenerierenden Zellen und Blutkörperchen noch in relativ späten Stadien am oberen Teil des Pectens haftet, wie das schon bei der Rückbildung des Mesodermkeiles erwähnt wurde. Die Art. hyaloidea hinterläßt bei ihrem Schwinden einen deutlichen Canalis hyaloideus innerhalb des Glaskörpers.

Lieberkühn beobachtet dieses Gefäß beim etwa 12tägigen

Hühnerembryo, bei Bernd findet es keine Erwähnung. Kessler's Angaben darüber habe ich angeführt.

Bei 6 Tagen $10^1/_2$ Stunden und 7 Tagen 1 Stunde ist auch der Opticus unter dem proximalen Teil des Pectens schon leicht vascularisiert. Es geschieht das durch kleine Gefäßchen, die vom umgebenden Mesoderm eindringen. Einige von ihnen vereinigen sich, ziehen zum Pecten hin, verlaufen dort an seiner Basis in der von den Sehnervenfasern gebildeten Mulde und gehen dann in die Art. pectinis über. Es ist das also das Anfangsstück der Art. pectinis, wie wir es beim Pecten des erwachsenen Huhnes gesehen haben, und diese ist somit jetzt in ihrer vollen Ausdehnung angelegt. — Mit 7 Tagen 11 Stunden treten auch die ersten deutlichen Gefäßlumina oberhalb der Art. pectinis im Pectengewebe auf. Ihren Ursprung zu verfolgen war nicht möglich, doch darf man wohl annehmen, daß sie von der Art. pectinis aus gebildet werden.

Ein späteres Stadium, 12 Tage 12 Stunden, zeigt die Verhältnisse an der Art. pectinis klar und lückenlos. Es sind dieselben wie im Pecten des erwachsenen Huhnes: das Anfangsstück der Art. pectinis durch Opticusgefäße angelegt; die Art. I, die von der Außenseite des Sehnerven her, denselben durchbrechend, diesen Teil der Art. pectinis erreicht; die Art. II, die nach längeren Verlauf an der Außenseite des Opticus etwa in der Mitte des Pectens denselben Verlauf nimmt und als letzte in die Art. pectinis mündet. Die Art. II — wie gesagt, nichts anderes als die Art. cupulae opticae, das „ursprüngliche Basalgefäß" des mesodermalen Pectens (Bernd), der zuführende Gefäßschenkel Kessler's — scheint hier bereits völlig in das Ectoderm aufgenommen zu sein, sowohl innerhalb des Opticus als auch des Pectens, soweit man das bei der auf diesen Stadien nicht mehr durchführbaren Trennung von Mesoderm und Ectoderm annehmen darf. Der Mesodermkeil, der ursprünglich sowohl die beiden Ectodermlappen der Opticusanlage als auch die Wände des Ectodermtunnels voneinander trennt, ist also der Weg, auf welchem die Arterien I und II den Opticus durchqueren und in das Ectoderm des Pectens gelangen. — Ferner zeigt diese Serie die noch unbedeutenden Anlagen der venösen Sinus, die erst später, etwa vom 14. Tage an, eigentlich als solche bezeichnet werden können; dann die venösen Abflüsse vom Pecten her, namentlich in seinem distalen Teil; die große Chorioidealvene unterhalb des Opticus, und endlich die letzte Pectenvene, die an seinem distalen Ende den

Abfluß des Blutes besorgt und im Verlauf der Serie nicht in die Hauptvene mündet, sondern innerhalb der Chorioidea verläuft. — Das Rete mirabile hyaloideum haftet noch lose am Pecten und zieht sich, schon stark zerfallen, durch den Glaskörper. Die Art. hyaloidea ist verschwunden, einen Canalis hyaloideus hinterlassend.

Alle folgenden Serien zeigen somit nichts Neues mehr für die Gefäßbildung an der Basis des Pectens. Reste der Hyaloidgefäße sieht man noch am 17. Bebrütungstage, in den letzten Serien ist leider nicht mehr der Bulbus in toto geschnitten.

Zusammenfassung.

1. Die Arteria cupulae opticae (Froriep) — der zuführenden Schenkel der embryonalen Gefäßschlinge — ist die Arterie II des vollentwickelten Pectens. Sie wird also nicht als „Mesodermgefäß" von der Beteiligung am Gefäßverlauf im ectodermalen Pecten ausgeschlossen (Bernd), sondern mitsamt dem Mesodermkeil zwischen die Augenblasenblätter aufgenommen, wobei das Mesoderm rückgebildet wird.

2. Die Arterie I tritt, unabhängig von der Art. cupulae opticae aus dem Mesoderm kommend, als dasjenige Gefäß im embryonalen Pecten auf, das sich zuerst in der eben angelegten Ectodermschicht zeigt. Es ist das innerhalb des Ectoderms die erste Anlage der Art. pectinis. Es handelt sich bei diesem Gefäß im Ectoderm somit nicht um einen rückläufigen Ast des zuführenden Schenkels, wie Bernd glaubt, sondern es entspricht die Stelle, wo diese beiden Gefäße zusammentreffen, der Mündungsstelle der Art. II in die Art. pectinis im ausgebildeten Pecten.

3. Kurze Zeit nach dem Auftreten der Art. I innerhalb des Ectoderms dringen auch die Gefäße aus dem Opticus in die Basis des Pectens vor und legen somit den proximalen Abschnitt der Art. pectinis an.

4. Die drei Gefäßanteile, aus denen sich die Art. pectinis im erwachsenen Huhn von proximal nach distal zusammensetzt — Gefäße des Opticusnetzes, Art. I, Art. II — werden also embryonal in umgekehrter Reihenfolge angelegt. Der distale Teil, die Art. II, ist als Art. cupulae opticae das ursprünglichste Gefäß. Dann wird proximal, sozusagen rückwärts anstickend, das Mittelstück durch Art. I gebildet, endlich das Anfangsstück durch die Opticusgefäße. Am 8. Bebrütungstage ist diese Anlage vollendet. Es ist also nicht ausschließlich die Art. cupulae opticae, die die

Basalarterie des Pectens abgibt, wie die älteren Autoren annahmen.

5. Man kann, was das Eindringen der Art. I und II in den Pecten anbetrifft, nicht von einem Vordringen der Gefäße ins Ectoderm sprechen, sondern von einem Vordringen des Ectoderms zu den Gefäßen. Sie werden innerhalb des Mesodermkeils angelegt und erst dadurch, daß das Mesoderm vom Ectoderm verdrängt und ersetzt wird, geraten sie in das Ectoderm.

6. Die Venen des ausgebildeten Pectens werden, wie schon Kessler angibt, durch die Zweige angelegt, die die Art. cupulae opticae zu den Gefäßen im Mesoderm unter ihr entsendet. Aus letzteren geht die große Chorioidalvene hervor.

7. Der distale Teil der Art. cup. opt. liefert auch im embryonalen Vogelauge eine Art. hyaloidea, die ein Rete mirabile hyaloidem bildet.

5. Ergebnisse zur Glaskörperfrage.

Die Geschichte der Glaskörperfrage beiseite lassend, will ich kurz zusammenfassen, daß es in der Kontroverse über die Entwicklung des Glaskörpers hauptsächlich zwei Anschauungen sind, die heute im Vordergrunde stehen.[1])

1. Die rein ectodermale Entstehungsweise des Glaskörpers. Sie wird vertreten von Tornatola, Rabl, Fischel, Addario, Lenhossek und Wolfrum.

2. Die aus ectodermalen und mesodermalen Elementen gemischte Entstehungsweise. Vertreter: Van Pee, Kölliker, v. Szily, Froriep. —

Die meisten Forscher benutzen Säugerembryonen zum Studium der Glaskörperbildung. Vogelembryonen (Huhn, Ente) werden selten verwandt und meist für ungünstige Objekte erklärt (Wolfrum, Lenhossek).

Wie aus meinen Ausführungen über die Embryonalentwicklung des Pectens hervorgeht (s. daselbst), ist im Vogelauge während der embryonalen Stadien sowohl das Ectoderm als auch das Mesoderm am Aufbau des Glaskörpergerüstes beteiligt.

Das in Frage kommende Mesoderm ist der in die Augenspalte eindringende Mesodermkeil, der zum Teil in die Pectenanlage

1) s. auch die „Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der 25. Versammlung in Leipzig, vom 23. bis 26. April 1911“, in: Anat. Anz., Ergänzungsheft zu Vol. 38, 1911, p. 81—88.

aufgenommen wird, zum Teil nach Entwicklung reichlicher Hyaloidgefäße wieder rückgebildet wird. Beide Teile sind vom Augenblick ihrer Entstehung an durch reichliche Fibrillenbildung aufs engste mit dem Glaskörper verbunden. Der distale, atrophierende Teil kommt dabei längere Zeit in Betracht, weil er im Pecten fast bis zuletzt innerhalb des Glaskörperraumes erhalten ist. Auch wo in späteren Stadien von ihm nichts als die Hyaloidgefäße erhalten ist, sieht man von ihrer Wandung aus die Fibrillen ausgehen (Fig. 38, 39 u. 40)[1]), ganz in der Weise, wie Wolfrum es bei stärkerer Vergrößerung in seinen figg. 6—8 abbildet.

Von den ectodermalen Elementen ist es außer den Retinazellen (Fig. 17) auch die ectodermale Pectenanlage, welche die Fibrillen hervorbringt. Der sich hier aufwölbende Retinaanteil scheint hier seine Fibrillenproduktion noch zu verstärken, da der Glaskörper meist am ganzen embryonalen Pecten fester haftet als an der angrenzenden Retina. Erst in späteren Embryonalstadien beschränkt sich dieses Haften auf die Brücke. — Ferner habe ich auch in den jüngsten Stadien (etwa bis zum 4. Bebrütungstage) Lenhossek's Linsenkegel beobachten und das Hervorwachsen der Glaskörperfibrillen aus ihnen feststellen können. Es ist somit auch dieser ectodermale Bestandteil des Auges am Aufbau des Glaskörpers beteiligt. Wolfrum gibt an, diese Linsenkegel und die aus ihnen hervortretenden Fibrillen auch bei Tritonen und Enten gesehen zu haben; von Säugerembryonen sind sie in seinen figg. 2—4 abgebildet. Wolfrum erklärt sie jedoch lediglich als Fixationsapparat der Linse. In betreff der Faserverbindung zwischen den Wandungszellen der Hyaloidgefäße und den Zellen der Retina sagt Wolfrum ausdrücklich, daß es „direkte ununterbrochene Protoplasmabahnen" sind, „die von einem Zellterritorium des Mesoderms in ein Territorium des Ectoderms verlaufen" (p. 251, Anm. 2), und daß der Entwicklungsmodus der Fibrillen aus den Gefäßwänden genau derselbe ist wie aus der Netzhaut. Sich auf die Spezifizität der Keimblätter berufend, kommt er aber trotzdem zum Resultat: „Das Mesoderm, speziell das Gefäßsystem, hat bei der Entwicklung des Glaskörpers nur nutritive Funktionen" (p. 362).

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Hühnerembryonen sprechen also für die aus ecto-

1) Daß in fig. 41 dieser Zusammenhang nicht hervortritt, liegt an der relativ schwachen Färbung des Präparats.

dermalen und mesodermalen Elementen gemischte Entstehungsweise des Glaskörpers. Die dabei beteiligten Mesodermelemente sind: der Mesodermkeil, die Hyaloidgefäße und die freien Zellen. Die Ectodermelemente: die Retina, die Pectenanlage und die Linse.

Es sind somit alle in der Embryonalzeit die Augenblasenhöhle begrenzenden und darin verlaufenden Elemente am Aufbau des Glaskörpers beteiligt. Es mögen gewiß die Fibrillen der Gefäße und der Linse zugleich als Fixationsapparat in Betracht kommen. Sobald aber nachgewiesen ist, daß die dort entstehenden Fibrillen in Kontinuität mit den Fibrillen der Retina treten — und das geht sowohl aus Wolfrum's wie aus meinen Befunden hervor —, so kann, nach meinem Erachten, weder das Mesoderm noch die Linse von der Beteiligung am Aufbau des Glaskörpergerüstes ausgeschlossen werden. Was das Mesoderm anbetrifft, so werden ja auch auf anderen Gebieten Verbindungen zwischen den verschiedenen Keimblättern angegeben. So sind von Schuberg u. a. Anastomosen zwischen den Zellen der Epidermis und der Cutis nachgewiesen worden, und v. Szily findet, daß „schon frühzeitig die verschiedenen Keimblätter in höchst verwickelte Wechselbeziehungen zueinander treten" (p. 428). Somit ist die Lehre von der Spezifizität der Keimblätter allein wohl nicht Grund genug, um am mesodermalen Einbau des ectodermal sich bildenden Glaskörpers zu zweifeln (wie Wolfrum u. a.[1]) es tun), wenn die Befunde deutlich darauf hinweisen. — Wie schwierig die Untersuchung des Glaskörpers ist, wird von jedem, der sich damit befaßt, hervorgehoben. Es gibt keine Methode, die ein Auseinanderhalten der mesodermalen und ectodermalen Fibrillen ermöglichte. Darum ließ sich auch nicht nachweisen, welchen Umfang der Anteil des Mesoderms am Glaskörperaufbau hat.

Wie die allgemeinen Glaskörperverhältnisse im Auge des erwachsenen Vogels liegen, habe ich nicht verfolgt, da es bei der vorliegenden Arbeit ja nur auf den Pecten ankam. Und in dieser Hinsicht hat die Untersuchung ergeben, wie oben[2]) ausgeführt, daß die Gliazellen der Pectenbrücke Glaskörperfibrillen produzieren.

---

1) s. H. Virchow's Diskussionsbemerkung auf dem Anatomenkongreß, bei Wolfrum, p. 251, Anm. 2.

2) Im Abschnitt über den histologischen Bau des Pectens.

Schluß.

Über die Funktion des Pectens gibt es die verschiedensten Theorien: der Pecten wird für einen Linsenmuskel gehalten, für eine Blendvorrichtung, für ein Ernährungsorgan des inneren Auges, für einen Regulator des inneren Druckes, für den Lieferer der Flüssigkeit zur Erhaltung des intraocularen Druckes und andere mehr. Für das Genauere hierüber verweise ich auf H. Virchow's übersichtliche Zusammenfassung (p. 825—827). Klarheit schaffen kann hier nur das physiologische Experiment. Die histologische Untersuchung hat in dieser Beziehung nur nachweisen können, daß der Pecten für den Aufbau des Glaskörpergerüsts im embryonalen sowohl als im vollentwickelten Auge mit in Betracht kommt. Wo Gefäße und Neuroglia in solcher Menge vorhanden sind, ist außerdem eine nutritive Funktion mit Sicherheit anzunehmen. Daß die Gefäße, die bei anderen Wirbeltierklassen in der Retina liegen, hier in den Glaskörperraum herausgehoben und so von allen Seiten dem Druck im Augeninnern ausgesetzt sind, spricht für Rabl's (1899) Auffassung des Pectens als Druckregulator. Denselben Gedanken legen die Untersuchungen von Hess über den Einfluß der Accommodation auf den Augendruck nahe. Hess weist nach, daß die Kontraktion der Binnenmuskulatur im Vogel- und Reptilienauge einen erhöhten Augendruck hervorruft, während das bei Säugern, Amphibien und Fischen, soweit sie untersucht, nicht der Fall ist. — Andrerseits kann der Pecten durch seine Form und Größe auch nicht ohne Einfluß sein beim Einfallen der Lichtstrahlen (Petit u. A.). Es ist somit anzunehmen, daß die Funktion des Pectens oder vielmehr seine Funktionen auf mehreren Gebieten zugleich zu suchen sind. Es ist abzuwarten, was das physiologische Experiment hier nachzuweisen imstande ist.

Anhang.

Zum Schluß noch eine kurze Notiz über das von G. Lindsay-Johnson behauptete Vorkommen eines Pectens im Auge von Säugetieren. Der Autor will auf Grund ausschließlich ophthalmoskopischer Untersuchungen bei den Nagetieren (Subungulata) und bei den Beuteltieren (ausgenommen die amerikanischen) einen „echten Pecten" nachgewiesen haben. Bei dem Aguti seien alle „drei charakte-

ristischen Merkmale dieses Organs“ vorhanden, nämlich „ein Gewebsnetz, ein Grundhäutchen und eine dicht mit schwarzem Pigment bedeckte Zellschicht“. Die Form sei ein Kegel, dessen Basis den zentralen Teil des Sehnerven einnimmt, während die Spitze in den Glaskörper hineinragt. Bei den Beutlern seien es „alle früheren Stufen der Pectenentwicklung“, auch *Apteryx* hätte, entgegen der Angabe von Owen, einen deutlichen Pecten, der in Größe und Lage mit dem des Aguti übereinstimme. Zahlreiche Abbildungen ergänzen den Text. Nach ihnen hat *Dasyprocta aurea*, der Gold-Aguti, den größten Pecten, den der Autor auf seiner tab. 6 fig. 19 abbildet. Daraufhin wählte ich diese Art zur Untersuchung.

Der Befund war ein völlig negativer: an Stelle des erwarteten Kegels war in der deutlich ausgeprägten physiologischen Exkavation der Papille ein starker, etwa dreieckiger Pigmentfleck vorhanden (Fig. 42). Im Längsschnitt (Fig. 43) zeigte sich ein starker pigmentführender Bindegewebsstrang in der Mitte des Opticus mit vereinzelten Gefäßen. Der Boden der physiologischen Exkavation ist kegelförmig vertieft, und innerhalb der dort liegenden glaskörperartigen Substanz sieht man Pigmenteinlagerungen und gleichfalls Gefäße.

Es ist hier also nichts vorhanden, was als ein Pecten angesehen werden könnte, und statt der kegelförmigen Erhebung findet sich eine ebensolche Vertiefung. Wenn dieser Nachweis sich auch nur auf eine einzige Art bezieht, so ist doch die Zuverlässigkeit ausschließlich ophthalmoskopischer Befunde damit in Frage gestellt.

Literaturverzeichnis.

1. Abelsdorff, G., 1910, Ueber das Verhalten des Pecten bei der Accommodation des Vogelauges, in: Arch. vergl. Ophthalmol., Vol. 1, p. 290—292.
2. Abelsdorff und K. Wessely, 1909, Vergl. physiol. Untersuchungen über den Flüssigkeitswechsel des Auges in der Wirbeltierreihe, 1. Teil, Vögel, in: Arch. Augenheilk., Vol. 64, Ergänzungsheft, p. 65—125.
3. Addario, C., 1902, Ueber die Matrix des Glaskörpers im menschlichen und tierischen Auge, in: Anat. Anz., Vol. 21, p. 9—12.
4. Andre, J. et H. Beauregard, 1874, Sur le peigne ou marsupium de l'oeil des oiseaux, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 79, p. 1154 bis 1157.
5. Barkow, H., 1829 und 1830, Anatomisch-physiologische Untersuchungen, vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1829, p. 305—496 und Jg. 1830, p. 1 bis 51.
6. Beauregard, H., 1876, Recherches sur les réseaux vasculaires de la chambre postérieure de l'œil des Vertébrés, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 4, p. 1 bis 158.
7. Bernd, A. H., 1905, Die Entwicklung des Pecten im Auge des Hühnchens aus den Blättern der Augenblase, Diss. med. Bonn.
8. Blochmann, F. und E. v. Husen, 1911, Ist der Pecten des Vogelauges ein Sinnesorgan?, in: Biol. Ctrbl., Vol. 31, 150—156.
9. Denissenko, G., 1881, Ueber den Bau und die Funktion des Kammes (Pecten) im Auge der Vögel, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 19, p. 733—740.
10. Duval, M. et J. Réal y Beiro, 1884, Homologie du peigne des oiseaux et du corps vitré embryonnaire des Mammifères, in: CR. Mém. Soc. Biol. (8), Vol. 1, p. 679—681.

11. Eberth, C. J., 1871 und 1872, Von den Blutgefäßen, in: Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, herausgegeben von Stricker, p. 191—213.

12. Fischel, A., 1900, Ueber die Regeneration der Linse, in: Anat. Hefte, Vol. 14, p. 1—256.

13. Franz, V., 1908a, Der Fächer im Auge der Vögel, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. (Stuttgart), p. 167—171.

14. —, 1908b, Das Pecten, der Fächer im Auge der Vögel, in: Biol. Ctrbl., Vol. 27, p. 449—468.

15. —, 1908a, Versuch einer biologischen Würdigung des Vogelauges, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. (Frankfurt a. M.), p. 324—336.

16. —, 1909b, Das Vogelauge, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat., p. 73 bis 282.

17. —, 1910, Photographien mit ultraviolettem Licht, T. 23, Vom Vogelauge, in: Arch. vergl. Ophthalmol., Vol. 1, p. 283—292.

18. Froriep, A., 1906, Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere, in: Handb. Entwicklungslehre Wirbeltiere, Vol. 2, Teil 1, Kap. 7.

19. Gadow, H., 1891, Vögel, Anat. Teil, in: Bronn, Klass. Ordn. Tier-Reich, Vol. 6, Abt. 4.

20. v. Haller, A., 1768. Opera anatomici argumenti minora, Vol. 3, Lausanne.

21. Held, H., 1904, Ueber den Bau der Neuroglia und über die Wand der Lymphgefäße in Haut und Schleimhaut, in: Abh. sächs. Ges. Wiss., Vol. 49, p. 199—318.

22. Hess, C., 1909, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der Accommodation auf den Augendruck der Wirbeltiere, in: Arch. Augenheilk., Vol. 63, p. 88—95.

23. Imhof, G., 1905, Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Lumbalmarks bei den Vögeln, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 65, p. 498 bis 610.

24. Jacoby, E., 1905, Ueber die Neuroglia des Sehnerven., in: Klin. Monatsbl. Augenheilk., Jg. 43, Bd. 1., p. 67—75.

25. Kallius, E., 1909, Sehapparat, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 17, 1907, p. 463—530.

26. Kessler, L., 1877, Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere, Leipzig.

27. v. Knape, E., 1909, Ueber die Entwicklung der Hornhaut des Hühnchens, in: Anat. Anz., Vol. 34, p. 417—424.

28. Kölliker, A., 1904, Die Entwicklung und Bedeutung des Glaskörpers, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76, p. 1—25.

29. Krückmann, E., 1905, Ueber Pigmentierung und Wucherung der Netzhautneuroglia, in: Arch. Ophthalmol., Vol. 60, p. 350—368 und 452—512.

30. Krückmann, E., 1906a, Ophthalmoskopisches und Klinisches über die Neuroglia des Augenhintergrundes, in: Ber. 32. Vers. ophthalmol. Ges. (Heidelberg), 1905, p. 52—76.

31. —, 1906b, Ueber die Entwicklung und Ausbildung der Stützsubstanz im Sehnerven und in der Netzhaut, in: Klin. Monatsbl. Augenheilk., Jg. 44, p. 161—191.

32. v. Lenhossek, M., 1903, Die Entwicklung des Glaskörpers, Leipzig.

33. Leydig, F., 1857, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt a. M.

34. Lieberkühn, N., 1872, Ueber das Auge des Wirbeltierembryo, in: Schr. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg, Vol. 10, p. 299—381.

35. Lindsay-Johnson, G., 1909, Ein Versuch zur Klassifizierung der Säugetiere, Reptilien, Amphibien in Familien und Ordnungen nach den ophthalmoskopischen Erscheinungen des Augenhintergrundes und dem während des Lebens auftretenden Grade von Exophorie, in: SB. Ges. naturf. Frde. Berlin, p. 249—265.

36. Michalcovics, V., 1873, Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 9, p. 591—597.

37. Nussbaum, M., 1901, Die pars ciliaris retinae des Vogelauges, ibid., Vol. 57, p. 346—353.

38. Owen, R., 1866, Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates, London.

39. Parreidt, R., 1901, Beiträge zur Anatomie des Auges bei Eudyptes chrysocome und zur Entwicklung des Pectens im Vogelauge, Diss. Leipzig.

40. Van Pée, P., 1902, Recherches sur l'origine du corps vitré, in: Arch. Biol., Vol. 19, p. 317—385.

41. Petit, 1738, Description anatomique du l'œil du Coq d'Inde, in: Mém. Acad. Sc. Paris, ann. 1735, p. 123—152.

42. Rabl, C., 1899, Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse, 3. Teil, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, 1900, p. 1—138.

43. —, 1903, Zur Frage nach der Entwicklung des Glaskörpers, in: Anat. Anz., Vol. 23, p. 573—581.

44. Retzius, G., 1894, Ueber den Bau des Glaskörpers und der Zonual Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere, in: Biol. Unters. (Neue Folge), Vol. 6, p. 67—87.

45. Schuberg, A., 1903, Untersuchungen über Zellverbindungen, 1. Teil, in: Z. wiss. Zool., Vol. 74, p. 155—325.

46. —, 1907, Untersuchungen über Zellverbindungen, 2. Teil, ibid., Vol. 87, p. 551—602.

47. v. Szily, A., 1904, Zur Glaskörperfrage, in: Anat. Anz., Vol. 24, p. 417—428.

48. Tornatola, S., 1897, Origine et nature du corps vitré. Résumé de la communication faite au 12. congrès internationale de médecine de Moscou, in: Rev. gén. Ophthalmol., 14. année, p. 543—547.

49. Virchow, H., 1900, Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum von Wirbeltieren usw., in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 10, p. 720—844.

50. Wolfrum, 1907, Zur Entwicklung und Structur des Glaskörpers, in: Arch. Ophthalmol., Vol. 65, p. 220—266.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen wurden mit einem ZEISS'schen Mikroskop und dem ABBÉ'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe angefertigt. (Vereinzelte Abweichungen sind vermerkt.) Die Tubuslänge betrug, wo sie nicht angegeben, 170 mm; Imm. = $^1/_{12}$ homogene Immersion Apert. 1,25.

A. I u. *II* Arterie I u. II
A. c. o Arteria cupulae opticae
A. p Arteria pectinis
a kleine Arterie
Bgw Bindegewebe
a. Bl äußeres Blatt der sekundären Augenblase
i. Bl inneres Blatt der sekundären Augenblase
Blk Blutkörperchen
Chor Chorioidea
Chor. V Chorioidealvene
Ect Ectoderm
End Endothel
Fibr Glaskörperfibrillen
G Gefäß
Gh homogene Gefäßhülle
Gl Gliazelle
Glf Gliafüßchen
Glfsr Gliafaser
i. Glr intermediärer Gliaring
Glk Glaskörper
Hg Hyaloidgefäße
Icell Intercellularräume
K Kölbchen
L. cr Lamina cribrosa
L. p Limitans perivascularis
Mes Mesoderm
Mesk Mesodermkeil
Mz freie Mesodermzellen
Nf Nervenfasern
Opt Sehnerv
P Pecten
Pep Pigmentepithel
Pig Pigment
Plf Plasmafortsätze
Pl. l Plasmalappen
Plz Plasmazipfelchen („Hütchen")
pr. Agbl Rest der primären Augenblase
R Retina
Rdf Radiärfasern
Scl Sclera
r. Sch rückläufiger Schenkel der Gefäßschlinge
r. Sp rostraler Spaltenrand
Sin. I, II u. *III* Sinus I, II u. III
V Vene

Tafel 1.

Fig. 1. *Columba domestica.* Gliazellen im Pecten. Vitale Methylenblaufärbung. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 2. *Falco tinnunculus.* Dasselbe (ohne Zeichenapparat).

Fig. 3. *Syrnium aluco.* (Subl.-Eisessig.) Gewebe des Pectens. Aus einem Frontalschnitt, 5 μ, Eosin-Häm. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3 (Einzelheiten mit Komp.-Ok. 8).

Fig. 4. *Falco tinnunculus.* (Subl.-Eisessig.) Gewebe des Pectens. Aus einem Transversalschnitt, 5 μ, Eisen-Häm. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3 (Einzelheiten mit Komp.-Ok. 8).

Fig. 5. *Syrnium aluco.* (Subl.-Eisessig.) Gewebe der Brücke. Aus einem Frontalschnitt, 5 μ, Eisen-Häm. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 6—8. *Otus vulgaris.* Durch Maceration isolierte Gliazellen. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 9. *Columba dom.* Zellgrenzen (Silberimprägnierung) auf der Gliaschicht über den Gefäßen. Obj. E, Ok. 3.

Fig. 10. *Columba dom.* Zellgrenzen (Silberimprägnierung) im Gliagewebe zwischen den Gefäßen. Obj. E, Ok. 3 (Einzelheiten mit Imm.).

Tafel 2.

Fig. 11. *Columba dom.* (Gliafärbung nach Fieand.) Gliafasern im Opticus an der Basis des Pectens („Radiärfasern"), 5 μ. Obj. E, Ok. 3 (Einzelheiten mit Imm.).

Fig. 11 a. Zeigt die aus dem Frontalschnitt in Fig. 11 dargestellte Stelle.

Fig. 12. *Syrnium aluco.* (Flemming.) Ein Stück von der Oberfläche der Brücke mit „Hütchen" und „Kölbchen". Frontalschnitt 5 μ, Eisen-Häm. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3 (Einzelheiten mit Komp.-Ok. 8).

Fig. 13. *Nisus communis.* (Flemming.) Austritt der Glaskörperfibrillen aus den Plasmazipfeln („Hütchen") an den Zellen der Brücke. Frontalschnitt 5 μ, Eosin-Häm. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3, Einzelheiten mit Komp.-Ok. 8.

Fig. 14. *Nisus communis.* (Zenker.) Plasmazipfel („Hütchen"), zum Teil mit Glaskörperfibrillen, an den Zellen der Brücke. Frontalschnitt 10 μ, Eosin-Häm. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 15. *Falco tinnunculus.* (Sublimat-Eisessig.) Austritt der Glaskörperfibrillen aus den Plasmazipfeln („Hütchen") an den Zellen der Brücke. Frontalschnitt 5 μ, Eosin-Häm. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 16. Hühnerembryo von 61 Std. (Flemming.) Austritt der Glaskörperfibrillen aus Mesoderm und Ectoderm. Frontalschnitt 10 μ, Eosin-Häm. Obj. D, Ok. 3 (Einzelheiten mit Imm.).

Fig. 17. Hühnerembryo von 61 Std. (Flemming.) Austritt der Glaskörperfibrillen aus der Retina. Frontalschnitt 10 μ, Eosin-Häm. H. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 18. Hühnerembryo von 4 Tg. 1 Std. (Subl.-Eisessig.) Spaltenschluß, unmittelbar hinter dem Übergang des Augenblasenstiels in die sek. Augenblase. Konturen mit dem Zeichenapp., Gewebe schematisiert. Frontalschnitt 10 μ, Eosin-Häm. Obj. D, Ok. 2.

Fig. 19. Hühnerembryo von 4 Tg. 1 Std. (Subl.-Eisessig.) Distaler Teil des Mesodermkeils in Beziehung zum Glaskörper. Frontalschnitt 10 μ. Obj. D, Ok. 2.

Fig. 20. Hühnerembryo von 5 Tg. 19 Std. (Zenker.) Mesodermkeil mit spindelförmiger Verdickung in Beziehung zum Glaskörper. Frontalschnitt, 10 μ, Eosin-Häm. Obj. D, Ok. 2.

Tafel 3.

Fig. 21—22. Hühnerembryo von ungefähr 5 Tg. (Zenker.) Ectodermtunnel und Opticusanlage, in Fig. 21 mit Nervenfasern. Frontalschnitte aus dem proximalen Teil der Serie, 10 μ, Eosin-Häm. Obj. B (Einzelheiten mit Obj. D), Ok. 3.

Fig. 23. Hühnerembryo von 7 Tg. 1 Std. (Kal. bichr.-Eisessig.) Zweiteilige Opticusanlage. Frontalschnitt aus dem proximalen Teil der Serie. Konturen mit dem Zeichenapp., Gewebe schematisch. Obj. B, Ok. 2.

Fig. 24. Dasselbe aus dem distaleren Teil der Serie. Obj. 3, Ok. 3.

Fig. 25. Hühnerembryo von 14 Tg. $1^1/_2$ Std. (Zenker.) Zweiteiligkeit der Opticusanlage. Frontalschnitt, 10 μ, Eosin-Häm. Obj. B (Einzelheiten mit Obj. E), Ok. 3.

Fig. 26. Hühnerembryo von 5 Tg. 11 Std. (Zenker.) Stärkere Aufwölbung des rostralen Spaltenrandes. Frontalschnitt, Umrisse mit Zeichenapp., Gewebe schematisch. Obj. B, Ok. 3.

Fig. 27. Hühnerembryo von ungefähr 6 Tg. (Subl.-Eisessig.) Dasselbe. Obj. B, Ok. 3.

Fig. 28—31. *Gallus dom.* (Subl.-Eisessig.) Herkunft der Pectengefäße (s. Text). Frontalschnitte, 10 μ, Bindegewebsfärbung nach Mallory, Umrisse mit Zeichenapp., Gewebe schematisch, Tbl. 150. Obj. A., Ok. 1.

Tafel 4.

Fig. 32—40. Hühnerembryo von 6 Tg. $^1/_2$ Std. (Zenker.) Entstehung der Art. pectinis und der Hyaloidgefäße (s. Text). Frontalschnitte, Umrisse mit Zeichenapp., Gewebe schematisiert, Eosin-Häm. Obj. B, Ok. 3.

Fig. 41. Hühnerembryo von 9 Tg. 2 Std. (Zenker.) Rete mirabile hyaloideum. Frontalschnitt 10 μ, Eosin-Häm. Obj. B, Ok. 2 (Einzelheiten mit Obj. D und Ok. 3).

Fig. 42. *Dasyprocta aurea.* Totalansicht der Papille mit Pigmentfleck. Unter der Lupe.

Fig. 43. *Dasyprocta aurea.* (Zenker.) Längsschnitt durch den Opticus, 10 μ, Bindegewebsfärbung nach Blochmann. Obj. A, Ok. 2.

Fig. 1.

Fig 6.

von Husen gez

Verlag von

Fig. 2.

Fig. 4.

Fig. 10.

Lith Anst v K. Wesser, Jena

Fig. 19.

von Husen gez.

Verlag von

Fig. 18.

Fig. 20.

n Jena.

Lith. Anstv. K. Wesser, Jena

Fig. 30.

Fig. 31.

von Hasen gez

Verlag von G

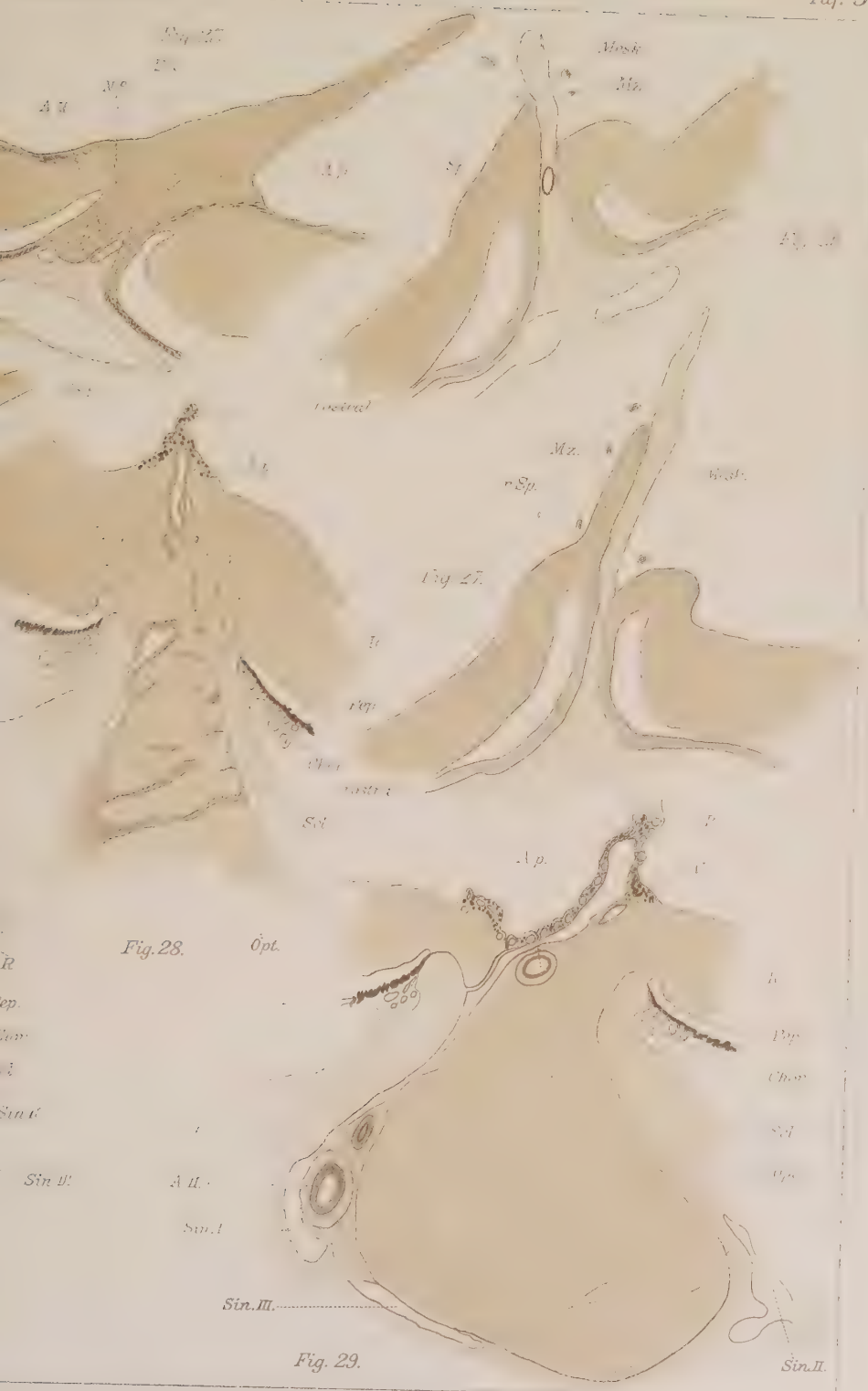


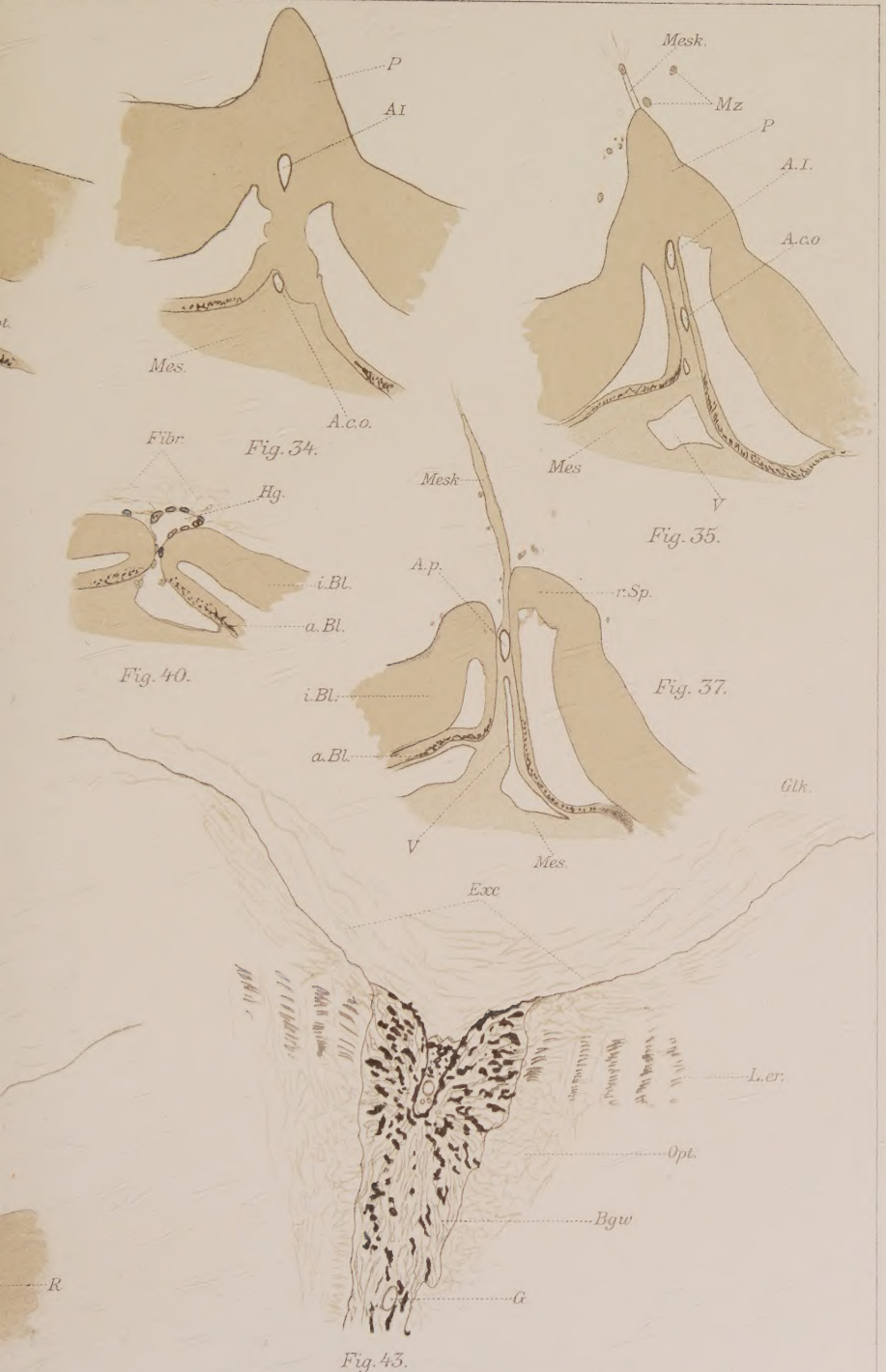
Fig. 29.

Lith. Anst v. K. Wesser, Jena.

Fig. 41

von Hasen gez.

Verlag von G



in Jena.

Lith.Anst.v.F.Wesser,Jena.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.